Iegūts apmaiņā pret
Acta Horti Botanici.

12.43

ACTA HORTI BERGIANI. BAND 11. N:O 9.

EMBRYOLOGISCHE, ZYTOLOGISCHE UND BESTÄUBUNGSEXPERIMENTELLE STUDIEN IN DER FAMILIE RUBIACEAE NEBST BEMERKUNGEN ÜBER EINIGE POLYPLOIDITÄTSPROBLEME

VON

FOLKE FAGERLIND

MIT 51 FIGUREN UND 24 TABELLEN IM TEXT

UPPSALA 1937
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

1243.

9. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie Rubiaceae nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme.

Von

FOLKE FAGERLIND.

Nachlaß von Prof. N. Malla

Mit 51 Figuren und 24 Tabellen im Text.

Vorwort.

Unter den Sympetalen bilden die Rubiaceen nächst den Compositeen die grösste Familie. Dessenungeachtet liegen über ihre Zytologie und Embryologie sehr spärliche Angaben vor. Als ich auf Anraten Professor OTTO ROSENBERGS vor sieben Jahren meine Untersuchungen über die embryologischen Verhältnisse bei den Rubiaceen, vor allem bei deren Sektion *Galieae,* begann, war die Embryologie dieser Familie nur in drei ausführlicheren Arbeiten behandelt, nämlich denen von LLOYD (1902), v. FABER (1912) und PIERPAOLI (1917). Ausser diesen fanden sich einige zerstreute Angaben über einzelne Details (vgl. FAGERLIND 1936 b). Über die Zytologie in der Familie lagen überhaupt keine Angaben vor, die als zuverlässig betrachtet werden konnten. Seitdem ist indessen weitere Literatur hinzugekommen; über die Embryologie FAGERLIND 1936 b und c, über die Zytologie HAGERUP 1932, HOMEYER 1932, 1935, FAGERLIND 1934, 1936 a und d.

Die hier veröffentlichte Studie wurde ursprünglich in der Absicht begonnen, das Vorkommen von Suspensorhaustorien bei verschiedenen Rubiaceen zu untersuchen. Bald zeigte es sich indessen, dass bei den Rubiaceen in embryologischer Hinsicht eine Menge interessanter Verhältnisse vorliegt, weshalb ich beschloss, diese zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung zu machen. Die Schwierigkeiten, von tropischen Rubiaceen Material zu erhalten, haben es jedoch notwendig gemacht, die Untersuchung auf die Sektion *Galieae* und eine geringe Anzahl anderen Sektionen angehöriger Typen zu beschränken.

Die zytologischen Beobachtungen beschränken sich, was die ganze Familie *Rubiaceae* betrifft, auf eine Bestimmung von Chromosomenzahlen. Die meiotischen Verhältnisse sind nur bei Galieen studiert worden. Nachdem ich bei dieser Sektion ein reichliches Vorkommen von intraspezifischer Polyploidie entdeckt (FAGERLIND 1934) und bei gewissen Arten Störungen der Gametenbildung beobachtet hatte, sind diese beiden Phänomene in den Vordergrund getreten

15—37226. *Acta Horti Bergiani. Band 11. N:o 9.*

und zum Hauptobjekt der zytologischen Untersuchungen gemacht worden. Diese Studien haben eine beträchtliche Ausdehnung angenommen und auch die Ausführung genetischer und bestäubungsexperimenteller Arbeiten notwendig gemacht. Leider können die Untersuchungen hierüber nur als ein Beginn betrachtet werden, und die Zahl der Schlussfolgerungen, die gezogen werden können, ohne den Charakter mehr oder weniger wahrscheinlicher Vermutungen zu haben, ist daher nicht besonders gross. Ich habe indessen kein Bedenken getragen, hier die Resultate dieser Arbeiten vorzulegen, da sie intim mit den zytologischen Ergebnissen verbunden sind, und da sie schon jetzt sich als interessant erweisen. Ich hoffe in Zukunft diese Untersuchungen fortsetzen zu können.

Als Fixierungsmittel wurde die NAWASHIN'sche Flüssigkeit (oft Vorbehandlung mit »CARNOY») benutzt. Die Färbung erfolgte für zytologischen Zweck mit HEIDENHAIN's Eisenalaun-Hämatoxylin oder meistens mit Gentianaviolett für embryologischen Zweck öfters mit Saffranin, Gentianaviolett und Lichtgrün.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen denen, die mir bei der Ausführung der erwähnten Studien auf die eine oder andere Weise beigestanden haben, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. An meinen Freund und Lehrer Professor OTTO ROSENBERG, der zuerst meine Aufmerksamkeit auf die Rubiaceen lenkte, und der während des Fortgangs der Arbeit mir stets bereitwillig seine grosse Sachkenntnis und wertvolle Ratschläge zur Verfügung gestellt hat, richtet sich vor allem dieser Dank. Professor Bergianus ROB. E. FRIES hat mir das Rubiaceenmaterial des Bergianischen Gartens zur Untersuchung überlassen, mir in dem Garten Boden für Kulturen zur Verfügung gestellt und auch auf andere Weise meine Arbeit unterstützt, wofür ich mich ihm dankbarlichst verpflichtet fühle. Endlich danke ich allen denen, die durch Überlassung von Material, Hinweise auf Literatur, zahlreiche fruchtbare Diskussionen und sonstwie meine Arbeit gefördert haben. Unter ihnen seien in erster Linie genannt die Damen und Herren Privatdozent Dr. K. AFZELIUS, Dr. E. ASPLUND, Mr. S. ATCHLEY (Athen), Privatdozent Dr. B. BERGMAN, Professor Dr. A. BORZA (Cluj), Assistent G. CALLMAR, Dr. N. CARTER (Cambridge), Lic. phil. H. EKSTRAND, Lic. phil. I. ELVERS, Mag. phil. I. FRÖMAN, Kand. phil. O. GÉLIN, Miss M. L. GREEN (Kew, London), Privatdozent Dr. O. HEILBORN, Sir ARTHUR HILL (Kew, London), Kand. phil. C. L. KIELLANDER, Lic. phil. A. LILJEFORS, Gartendirektor G. LIND, Professor Dr. T. LIPPMAA (Dorpat), Kustus Dr. K. MALY (Sarajevo), Miss I. MANTON (Manchester), Kand. phil. HEDDA NORDENSKIÖLD, Professor Dr. G. SAMUELSSON, Professor Dr. W. SANDT (München), Professor Dr. N. STOYANOFF (Sofia), Privatdozent Dr. M. STÅLFELT, Amanuensis E. SÖDERBERG, Professor Dr. G. TISCHLER (Kiel), und Gartenoberinspektor CHR. WIESEMANN (Bonn).

Für die Ausführung der Arbeit sind mir Behilfen aus den Fonds »LARS HIERTAS Minne», »C. F. LILJEVALCH J:rs Fond», »GUSTAF och ANNA RETZIUS Fond för Vetenskaplig Forskning» und »von BESKOWS Fond» bewilligt worden. Ohne diese Unterstützungen hätte die Arbeit nie zustande kommen können, weshalb ich den Verwaltungen dieser Fonds zu grösstem Dank verpflichtet bin.

Botanisches Institut der Universität zu Stockholm im Februar 1937.

Inhalt.

Erster Teil. Embryologische Studien.

Seite

Kap. I. Die Entwicklung von Fruchtblättern, Plazenta und Ovula bei den Rubiaceen 199
Kap. II. A. Integument und Nuzellus bei den Rubiaceen 202
B. Kommen bei den übrigen Angiospermen die bei den Rubiaceen gefundenen Ovulumtypen vor? 209
C. Wie sind die verschiedenen Teile des Ovulums zu definieren? . 217
Kap. III. Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten bei den Galieen . 218
A. Der *Galium*-typus 218
B. Der *Crucianella*-typus 239
Kap. IV. A. Das Endosperm bei den Galieen 245
B. Der Embryo bei den Galieen 247
Kap. V. Angaben über die embryologischen Verhältnisse in der Familie *Rubiaceae* 249
Kap. VI. Können die Verschiedenheiten der Ovulum- und Embryosackentwicklung bei den Rubiaceen als systematisches Merkmal verwertet werden? 266

Zweiter Teil. Zytologische Studien.

Kap. I. Einige Chromosomenzahlen 268
Kap. II. Die Morphologie der somatischen Chromosomen 285
Kap. III. Die Meiosis bei Galieen mit normaler Sporenbildung 288
Kap. IV. Anormale Meiosis und Sporenbildung bei den Galieen 291
A. Störungen bei *Galium 2-Mollugo* 291
B. Störungen bei *Galium 4-Mollugo* 296
C. Störungen bei *Galium 8-* und *4-laevigatum* 310
D. Störungen bei *Galium 2-* und *4-verum* 314
E. Störungen bei einigen anderen *Galieae*-Representanten 322
F. Etwas über die Bedingungen für die Pollensterilität bei den Galieen 323
Kap. V. Die Einwirkung der Herbstkälte auf die Reduktionsteilung bei einem normalen Typus von *Galium 4-Mollugo* 329
Kap. VI. Die Meiosis bei zwei als Resultat der Kreuzung zwischen *Galium Mollugo*-Typen mit verschiedenen Chromosomenzahlen erhaltenen Typen 332
Kap. VII. Die Reduktionsteilung bei einigen *Galium*-Artbastarden 333
Kap. VIII. Bemerkungen über den Mechanismus der in Kapitel IV—VI erwähnten Aberrationen 336
Kap. IX. Ist die Polyploidie bei den Galieen intra- oder interspezifisch? . . 342
Kap. X. Wie unterscheiden sich innerhalb der *Galieae*-Sektion die intraspezifischen Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades voneinander? 345
Kap. XI. Vorläufige genetische Resultate bei Kreuzung von *Galium 4-verum* mit *Galium 4-Mollugo* 358

Dritter Teil. Bestäubungsexperimentelle Studien.

Seite

Kap. I. Selbststerilität, Kreuzungssterilität und Pseudofertilität bei den Rubiaceen 362
A. Einige Bemerkungen über die Blütenbiologie bei den Rubiaceen 362
B. Ältere Angaben über Selbststerilität bei den Rubiaceen . . . 364
C. Selbst- und Intersterilität bei den Galieen 365
D. Pseudofertilität bei den Galieen 371
Kap. II. Kompatible und inkompatible Kombinationen zwischen verschiedenen Arten oder Typen von Arten mit intraspezifischer Polyploidie bei den Galieen 378

Vierter Teil. Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme.

Kap. I. Auto- und Allopolyploidie, intra- und interspezifische Polyploidie, Auto- und Allosyndese, intra- und interspezifische Chromosomenbindung. — Erörterung einiger terminologischen Fragen 391
Kap. II. Chromosomendimunition und Polyploidie 396
Kap. III. Chromosomenbindungsverhältnisse bei den Polyploiden 400
Kap. IV. Spaltungsverhältnisse bei interspezifischen Polyploiden 406
Kap. V. Fertilität und Sterilität bei den Polyploiden 418
Kap. VI. Polyploidie, Chromosomengrösse und Gigaseigenschaften 421
Kap. VII. Die Bedeutung des Polyploiditätsgrades und der Chromosomengrösse für die physiologischen Eigenschaften der Pflanzenzelle und die ökologischen Verhältnisse der Pflanze 425
Kap. VIII. Das Zusammenspiel zwischen der physiologischen Natur des Plasmakörpers und der Chromosomendiminution. — Eine Hypothese . . 432
Kap. IX. Polyploidität, Artverschiedenheit und Inkompatibilität 433
Kap. X. Die Entstehung der Polyploiden und ihre Bedeutung für die Artbildung 444

Summary (= Zusammenfassung auf englisch) 451
Literaturverzeichnis 460

ERSTER TEIL.

Embryologische Studien.

KAPITEL I.

Die Entwicklung von Fruchtblättern, Plazenta und Ovula bei den Rubiaceen.

Die Familie *Rubiaceae* zerfällt in zwei grosse Unterfamilien (bezüglich der Einteilung der Familie folge ich in dieser Arbeit überall K. SCHUMANN 1891), *Cinchonoideae* und *Coffeoideae*, erstere gekennzeichnet durch mehrsamige, letztere durch einsamige Fruchtfächer. Bei den von mir studierten Coffeoideen erfolgt die Ausbildung der verschiedenen Teile des Stempels in folgender Weise. (Fig. 1). In dem Stadium der Blütenentwicklung, wo die Staubgefässe sich auszubilden begonnen haben und die Blumenblätter an der Knospenspitze einander begegnet sind, erhebt sich von dem urnenförmigen Blütenboden aus ein Wulst. Dieser stellt die Plazentaanlage dar. Während die Plazenta sich mehr und mehr erhebt, bildet sich bei Typen mit zwei Fruchtfächern auf jeder der beiden Seiten einander gegenüber eine Ausbuchtung, bei Typen mit mehr Fruchtfächern mehrere symmetrisch geordnete, auf dem oberen inneren Rande des Blütenbodens. Diese Ausbuchtungen stellen das erste wahrnehmbare Stadium der Fruchtblattentwicklung dar, doch dürften die Gewebe, die die Innenseite des Blütenbodens bilden, als Fruchtblattgewebe zu betrachten sein, das jedoch nicht vorher als separate Bildung differenziert gewesen ist (vgl. GOEBEL 1923, S. 1627—1637). Die freien Teile der Fruchtblattanlagen wachsen einander entgegen, bis sie sich über dem Scheitel der Plazenta begegnen. Inzwischen haben zwei Wülste, bei Typen mit mehreren Fruchtfächern mehrere, begonnen sich aus der Plazenta zu differenzieren. Sie erscheinen als zwei (evtl. mehr) laterale Ausbuchtungen auf der Plazenta und bilden die Ovulumanlagen. Diese Ovulumanlagen werden dadurch erzeugt, dass einige wenige subepidermale Zellen anschwellen und die Epidermisschicht vor sich herschieben. Hiernach teilen sich die subepidermalen Zellen. Diese Teilungsprodukte teilen sich dann wieder und wieder. Das ganze Ovulum besteht demnach lediglich aus Derivaten der Epidermis der Plazenta und einer geringen Anzahl subepidermaler Zellen. Die Ovulumanlagen liegen symmetrisch und in derselben Lateralebene wie die Fruchtblätter. Wenn die Fruchtblätter über der Plazenta zusammengestossen sind, platten sich ihre Spitzen gegeneinander ab, wodurch zwei gegeneinander mehr oder weniger stark gedrückte Platten gebildet werden. Diese letzteren wachsen dann teils nach oben, teils nach unten hin und ragen auf diese Weise in die Blütenurne hinab. Die so innerhalb des Fruchtknotens befindlichen Teile wachsen im weiteren Verlaufe der Entwick-

lung bis zur Plazenta hinab und verwachsen oft mit dieser zwischen den Ovulumanlagen. Desgleichen verwachsen sie untereinander. Hierdurch ist der ursprünglich einfächerige Fruchtknoten zweifächerig (ev. mehrfächerig) geworden. Die beiden (ev. alle) Fruchtfächer haben indessen eine gemeinsame Plazenta. Die Scheidewände der Fruchtfächer bestehen demnach in ihrem oberen Teil aus Teilen der Fruchtblätter, in ihrem unteren Teil aus der Plazenta.

Bei der Coffeoideen-Gruppe *Psychotriinae-Coussareae* ist der Fruchtknoten stets einfächerig (vgl. SCHUMANN 1891, S. 133—135), und in dem Fach ist eine zentrale Plazenta vorhanden mit einem oder zwei Ovula. Dies beruht offenbar darauf, dass die Fruchtblätter nicht nach unten gewachsen sind und eine Scheidewand gebildet haben.

Die Plazenta ist bei verschiedenen Coffeoideen verschieden hoch, was ja auch zur Folge hat, dass die Plazenta in verschieden hohem Grade an der Bildung der Scheidewand beteiligt ist. So kommt es auch, dass die Samenanlagen in verschiedener Höhe der Scheidewand befestigt sind, ein Umstand, der bekannt ist und dem man systematische Bedeutung beigemessen hat. Erreicht die Plazenta das Dach des Fruchtfaches, so werden die Samenanlagen hängend (Fig. 20 a—b), was kennzeichnend ist für die fünf Gruppen der *Coffeoideae-Guettardinae: Alberteae, Knoxieae, Vanguerieae, Guettardeae* und *Chiococceae*. Bei sämtlichen Sektionen von *Coffeoideae-Psychotriinae* reicht die Plazenta selten höher hinauf als bis zur Mitte des Fruchtfachs, und oft ist sie so niedrig, dass sie kaum als eine differenzierte Bildung wahrgenommen werden kann. Extrem niedrige Plazenta (Fig. 1 e) und demnach Samenanlagen auf dem Boden des Fruchtfachs haben die meisten *Galium*-Arten, hohe Plazenta und infolgedessen scheidewandständige Samenanlagen (Fig. 1 h, 20 c—d) kommen u. a. bei *Pavetta, Richardsonia, Crucianella*, einigen *Asperula*-Arten, *Rubia* und *Psychotria* vor.

Die aufwärtswachsenden Teile der Fruchtblätter werden zu gegeneinander freien oder mehr oder weniger vereinigten Griffeln. Aus dem Entwicklungsverlauf ergibt sich, dass in die Wand des Fruchtknotens auch andere Gewebe als das Gewebe der Fruchtblätter eingehen müssen, daher ist die Frucht bei den Rubiaceen und allen Pflanzen mit wirklich unterständigem Fruchtknoten eine »Scheinfrucht».

Gewöhnlich bei *Asperula molluginoides* und auch beobachtet bei *Phuopsis stylosa* und *Galium Mollugo* sind ein paar Missbildungen im Zusammenhang mit der Entwicklung der Fruchtblätter. Fig. 1 f illustriert, wie die Scheidewand seitwärts von den Ovula, nicht zwischen sie, hinabgewachsen ist und demnach die beiden Ovula in das eine Fruchtfach eingeklemmt hat. Fig. 1 g zeigt die Folgen davon, dass das eine Fruchtblatt sich unter das andere geschoben hat. Der linke Griffel mit der Narbe hat sich also in dem rechten Fruchtfach entwickelt und konkurriert dort mit der rechten Samenanlage um den Raum. Bei einem tetraploiden Typ von *Galium verum* f. *ruthenicum* und bei einem diploiden Typ von *Galium verum* geschieht es, im ersteren Falle oft, im letzteren dann und wann, dass das eine Fruchtblatt zwischen die Ovula, das andere zwischen das eine Ovulum und die Fruchtfachwand hinabgewachsen ist, so dass die eine Samenanlage aus dem Fruchtknoten hervorragt und in der Blüte frei exponiert liegt.

Bei den Cinchonoideen sieht das primäre Stadium der Stempelentwicklung ganz so aus wie bei den Coffeoideen. (Fig. 19 b). Indessen wächst die Plazentaanlage kräftig aufwärts, spaltet sich wenigstens bei den von mir studierten Vertretern dieser Sektionen am Scheitel, und in die Plazentaspalte hinab wächst dann die Scheidewand. So erhält jedes Fruchtfach einen Plazentaast, die eigentliche Plazenta, die oft zu einer dicken und häufig gestielten Bildung anschwillt, welche somit an der Scheidewand befestigt ist. Dadurch, dass die Plazentaspaltung sich bei verschiedenen Typen in verschiedener Höhe vollzieht, wird die Plazenta in jedem Fruchtfach mehr oder weniger hoch an der Scheidewand befestigt, basal und aufwärtsgerichtet oder apikal und hängend. Bei vereinzelten Arten oder Gattungen innerhalb des Cinchonoideen-Systems erfolgt vielleicht

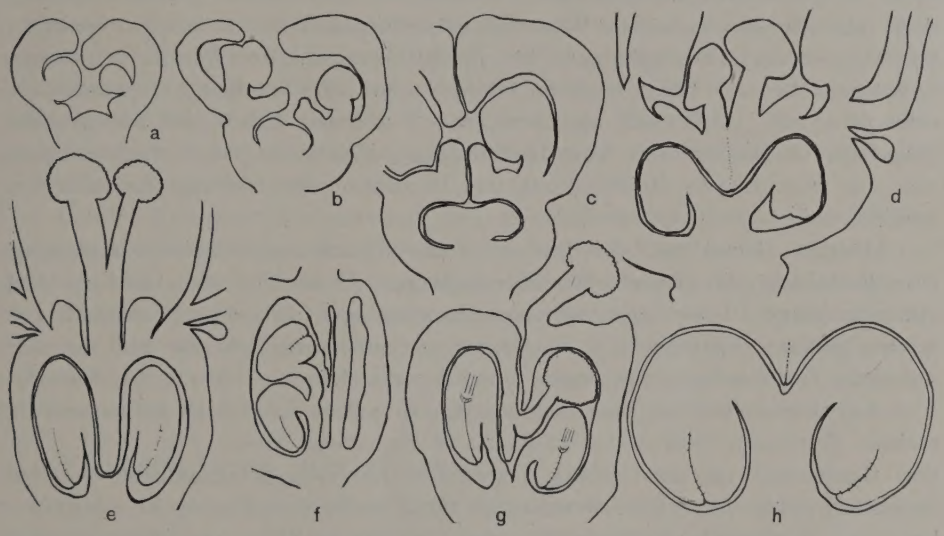


Fig. 1. Die Entwicklung der Fruchtblätter, Plazenta und Ovula bei Galieen a—e normale, f—g anormale Entwicklung bei *Galium Mollugo*, h Plazenta und Ovula bei *Rubia cordifolia*.

keine Spaltung der ursprünglichen Plazentaanlage, in welchem Falle die Samenanlagen nicht an einer besonders differenzierten Plazenta, sondern direkt an der Scheidewand befestigt sind. So kommen nach SCHUMANN Samenanlagen an einer wandständigen Samenleiste vor bei allen den *Cinchonoideae-Gardeniinae-Gardenieae* zugehörigen Gattungen (eine Ausnahme liegt zum mindesten vor, nämlich die Gattung *Melanopsidium*, bei der eine deutlich aus der Scheidewand entspringende gestielte Plazenta vorhanden ist) und unter den *Cinchonoideae-Cinchoninae-Cinchoneae* wenigstens bei den Gattungen *Cinchona* und *Heterophyllaea*. Zu diesen soll auch *Uncaria (Cinchonoideae-Cinchoninae-Naucleeae)* gehören, die zum Unterschied von anderen derselben Sektion angehörigen Gattungen »eine an der Scheidewand befestigten Samenleiste» haben soll. Innerhalb der übrigen Gattungen, z. B. *Adina* und *Nauclea*, gibt es Arten mit einer von dem oberen Teil der Scheidewand herabhängenden Plazenta. Ich habe indessen gefunden, dass wenigstens *Uncaria gambir* zwar eine solche hängende Plazenta hat

(Fig. 19 h), dass diese aber der Scheidewand dicht angedrückt ist, weshalb sie bei Lupenvergrösserung nicht wahrgenommen werden kann.

Nach der Ansicht der Systematiker sind die Cinchonoideen ursprünglicher als die Coffeoideen. Danach wäre also der Plazentabau bei den Cinchonoideen ursprünglicher als die mehr unbedeutend entwickelte Coffeoideen-Plazenta. Meines Erachtens spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, dass die gemeinsame Plazentaanlage bei den Cinchonoideen durch eine im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erfolgte Verschmelzung zweier Plazenten entstanden ist. Die mehr oder weniger früh eintretende Spaltung der Plazentaanlage bei den Cinchonoideen kann demnach als eine spät eintretende Differenzierung in zwei oder mehr Plazenten betrachtet werden. Eine solche Differenzierung scheint nie bei den Coffeoideen zu geschehen, die hier allen Fruchtfächern gemeinsame Plazenta muss jedoch als ein aus mehreren Plazenten entstandenes Verschmelzungsprodukt betrachtet werden. Dies geht auch bei vielen Typen aus der Anzahl vorhandener Leitstränge hervor. Diese letzteren können mehr oder weniger miteinander verschmolzen sein. Alle von mir studierten Rubiaceen haben also axil gestellte Plazenten. Rubiaceen mit fruchtblattständigen Plazenten gibt es doch offenbar, was aus SCHUMANNs Beschreibung und Illustration der Gattung *Tammsia* hervorgeht.

Hand in Hand mit der Reduktion der Plazenta geht bei den Rubiaceen eine Reduktion der Anzahl der Samenanlagen. Schon bei den Cinchonoideen kommen einige Typen mit wenigen Samenanlagen in jedem Fruchtfach vor; hierher gehören Vertreter der *Cinchonoideae-Cinchoninae-Naucleeae* und der *Cinchonoideae-Gardeniinae-Gardenieae*. Von ersteren hat die Gattung *Cephalanthus* 6 Arten, wovon fünf nur eine Samenanlage in jedem Fruchtfach haben und die sechste drei (siehe SCHUMANN 1891, S. 58 und diese Arbeit, Fig. 19 g). Von den Gardenieen hat die Gattung *Scyphiphora* nur zwei Samenanlagen in jedem Fruchtfach (KARSTEN 1891, SCHUMANN 1891, S. 80 und Fig. 29 B). *Tricalysia* hat nach SCHUMANN (SCHUMANN, 1891, S. 81) 2—8 Samenanlagen in jedem Fruchtfach, die von mir untersuchte *Tricalysia* sp. hat nur eine Samenanlage in jedem Fach. Diese wenigsamigen Cinchonoideen bilden Übergänge zu den Verhältnissen bei den Coffeoideen. Da sie innerhalb verschiedener *Cinchonoideae*-Sektionen vorkommen, liegt Grund zu der Vermutung vor, dass SCHUMANNs Einteilung der Rubiaceen polyphyletische Gruppen darstellt.

KAPITEL II.

A. Integument und Nuzellus bei den Rubiaceen.

Der erste Forscher, SCHLEIDEN (1837), der Angaben über die embryologischen Verhältnisse bei den Rubiaceen lieferte, glaubte gefunden zu haben, dass die Samenanlage anatrop sei, und dass ein Integument fehle. In seiner bekannten Rubiaceen-Abhandlung wies LLOYD (1902) nach, dass bei den Gattungen *Vaillantia, Callipeltis, Sherardia, Galium, Asperula, Crucianella, Diodia* und *Richard-*

sonia ein Integument vorhanden ist, dass es aber bei *Houstonia* fehlt. Sucht man nach der Ursache zu SCHLEIDENS Irrtum, so findet man sie zweifellos, worauf auch LLOYD hingewiesen hat, in dem eigenartigen Nuzellusbau (siehe unten), in der zwar langen, aber unerhört engen Mikropyle, in welcher in einem späteren Stadium der Embryosack zu liegen kommt, und in dem dicken, »auf dem Scheitel» des Ovulums befestigten Integument (siehe unten), das bei den von SCHLEIDEN studierten Typen vorhanden ist. Der Nuzellustyp, der bei den obengenannten Rubiaceen mit Ausnahme von *Houstonia* auftritt, ist von DAHLGREN (1927 b) als rudimentärer Nuzellus bezeichnet worden, für den er folgende Definition gibt: »ein nach aussen nicht besonders differenzierter Nuzellus, aus einigen wenigen Epidermiszellen bestehend». DAHLGREN (1927 b) hat nachgewiesen, dass bei der Rubiaceengattung *Phyllis* ein Nuzellus von gewöhnlichem sympetalem Typus vorkommt, d. h. ein Tenuinuzellus, bestehend aus einer von Nuzellarepidermis umhüllten Archesporzelle (keine Deckzelle). Diese Angabe konnte ich bestätigen (FAGERLIND 1936 c). Zu LLOYDS Ansicht, dass bei *Houstonia* ein Integument fehle, nimmt DAHLGREN (1927 b) kritisch Stellung. DAHLGREN hält es für nicht ausgeschlossen, dass eine Fehldeutung vorliegt, und weist auf die Notwendigkeit einer Nachuntersuchung hin.

Bei den Rubiaceen sind demnach drei verschiedene Nuzellustypen beschrieben: rudimentärer Nuzellus bei den Galieen u. a., nackter Nuzellus bei *Houstonia* und Nuzellus von gewöhnlichem Sympetaltypus bei *Phyllis*. Im folgenden werde ich des näheren beschreiben, wie nach meinen Befunden die Differenzierung des Nuzellus und des Integuments aus der gemeinsamen Anlage, dem jungen Ovulum, vor sich geht. Die verschiedenen Entwicklungstypen werden dabei nach den Rubiaceengattungen benannt, bei denen sie zuerst angetroffen worden sind.

***Vaillantia*-Typus.** (Fig. 2 a—c.)

Schon in dem Stadium, das durch Fig. 1 b vertreten ist, im atropen Stadium, können auf Grund von Zellgrösse und Plasmastruktur die in Mehrzahl vorhandenen Archesporzellen unterschieden werden. In dem Stadium Fig. 1 c u. 2 a haben die Archesporzellen an Volumen zugenommen; ihrer Lage nach zu urteilen, ist das Ovulum, das hier eine mächtige, vielzellige Bildung ist, hemitrop. Das Ovulum hat sich nun von der Scheidewand weggebogen. Ein Integument lässt sich hier noch nicht unterscheiden. Dagegen kann man sehen, dass einige von den Epidermiszellen auf der Dorsalseite des Ovulums neben denen, die die Spitzen der Archesporzellen decken, sich tangential teilen. Bald beginnen auch die Epidermiszellen lateral und schliesslich auch ventralwärts von den die Archesporzellen deckenden Epidermiszellen sich auf dieselbe Weise zu teilen, so dass, abgesehen von diesen Zellen, die ganze Ovulumoberfläche an den Teilungen teilnimmt. Durch diese Zellteilungen kommt auf dem »Scheitel» des Ovulums ein wallförmiger Wulst rings um eine kreisrunde Epidermisfläche zustande, unmittelbar unter welcher die Archesporzellen liegen. Diese Fläche wird bei verschiedenen Arten und Biotypen von einer verschiedenen Anzahl Zellen eingenommen. Diese Epidermisfläche ist der einzige differenzierte Teil des Nuzellus. Der Wulst bildet das erste Stadium der Integumententwicklung. Später, wenn der Integument-

wulst zu einer mächtigen, langen und dicken Bildung angewachsen, die Mikropyle in Form eines sehr langen und engen Kanals zur Ausbildung gekommen und das Ovulum anatrop geworden ist, weist diese Platte eine nur schwach konvexe Form auf und deckt dann die Spitzen der Embryosackmutterzellen; Schichtzellen werden nämlich nicht abgeschnürt. Die Zellen in dieser uhrglasförmigen Platte wurden von LLOYD (1902), der das ganze Ovulum mit dem Ausdruck Nuzellus bezeichnete, »epidermal capping cells» genannt und repräsentieren nach DAHLGREN (1927 b) den ganzen Nuzellus (rudimentärer Nuzellus). Ich nenne sie im folgenden Nuzellarepidermis.

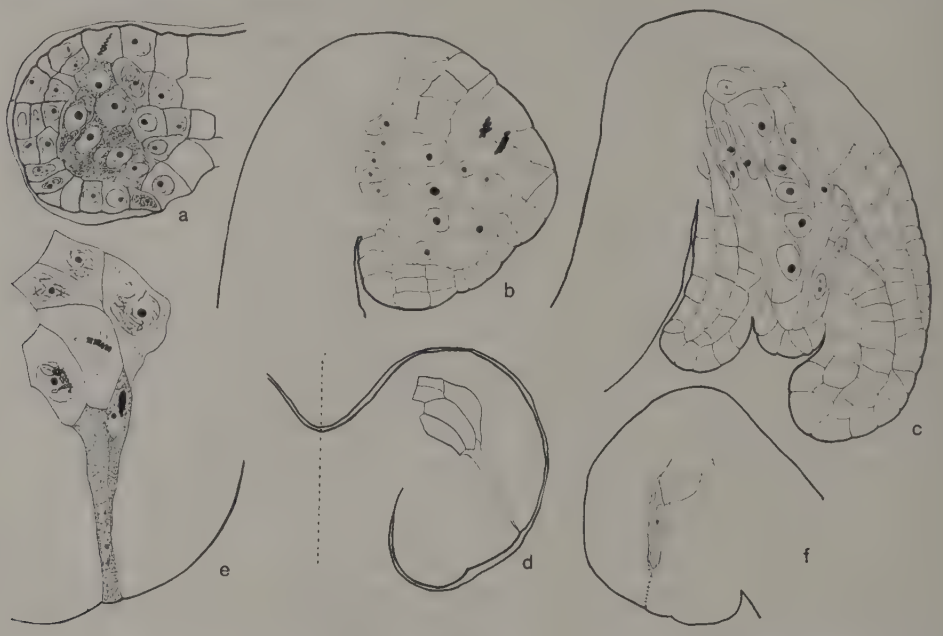


Fig. 2. Die Entwicklung des Nuzellus, Integuments und Archespors bei *Galium Mollugo* (a—c) und *Rubia Olivieri* (d—f).

Der *Vaillantia*-Typus findet sich in seiner typischen Ausbildung bei *Galium, Asperula, Callipeltis, Sherardia,* mehreren *Rubia, Crucianella, Phuopsis, Mericarpea, Warburgina, Putoria, Spermacoce* und vermutlich auch bei den von LLOYD studierten *Diodia* und *Richardsonia* und ausserdem sicherlich bei einer ganzen Reihe bisher nicht untersuchter Rubiaceen.

Der *Rubia Olivieri*-Typus. (Fig. 2 d—e.)

In Material von *Rubia Olivieri,* eingesammelt auf dem Hymettos bei Athen, habe ich einige wenige Samenanlagen angetroffen, die in Übereinstimmung mit dem *Vaillantia*-Typus ausgebildet waren. In einer nicht geringen Anzahl von Fällen erfahren indessen die Zellen der Nuzellarepidermis eine bedeutende Streckung. Oft halten sie da gleichen Schritt mit dem Wachstum des Integuments, so dass sie in dem fertigen Ovulum die Spitze desselben erreichen. In diesem Falle wird

als Resultat eine sehr eigentümliche, nackte Samenanlage erhalten, in welcher der grössere Teil der Gewebe dem Integument und eine geringe Anzahl langer, zentral gelegener Zellen der Nuzellarepidermis der übrigen Galieen homolog sind. Nicht wenige Fälle zeigen jedoch ein Mittelding zwischen diesem und dem bei

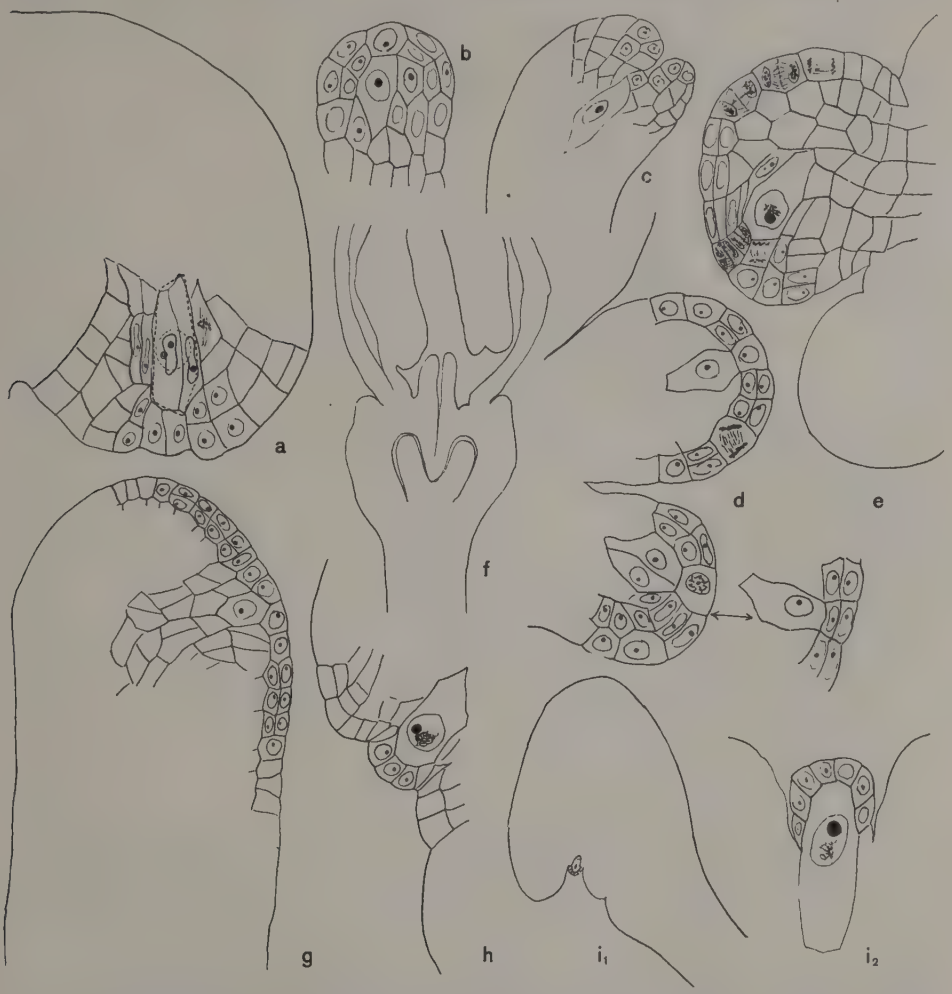


Fig. 3. Die Entwicklung des Nuzellus und Integuments bei *Bouvardia Humboldtii* (a), *Oldenlandia capensis* (b—c), *Houstonia coerulea* (d—e) und *Phyllis nobla* (f—i).

den Galieen normalen Verhalten, indem die Zellen der Nuzellarepidermis sich nicht so extrem gestreckt haben. Das Resultat ist eine kürzere oder längere Mikropyle (Fig. 2 f).

Der ***Bouvardia*-Typus.** (Fig. 3 a.)

Bei *Bouvardia* kommen nur eine geringe Anzahl Archesporzellen vor, in der Regel 3—4 Stück. Diese sind bedeckt mit einer Nuzellarepidermis, die nur aus

wenigen Zellen, selten mehr als vier, meistens drei und selten zwei oder nur einer, besteht. Der Typus wird auch von *Pentas* vertreten.

Der ***Oldenlandia*-Typus.** (Fig. 3 b—c.)

Er stimmt mit dem *Bouvardia*-Typus überein, aber nur eine einzige, in vereinzelten Fällen zwei Zellen bilden die Nuzellarepidermis. Der Typus ist nur bei *Oldenlandia capensis* und *senegalensis* angetroffen worden.

Der ***Houstonia*-Typus.** (Fig. 3 d—e.)

In jeder Samenanlage bei *Houstonia coerulea* kann man schon frühzeitig eine geringe Anzahl Embryosackmutterzellen in der subepidermalen Schicht wahrnehmen. Im hemitropen Stadium beginnen sich auf der Dorsalseite des Ovulums nicht weit von dem Scheitel desselben Epidermiszellen tangential zu teilen, sodann teilen sich auch die Zellen auf der Ventralseite und schliesslich auch die Zellen auf dem Scheitel des Ovulums. Die Tochterzellen teilen sich danach. Dieser Prozess resultiert in einer Zunahme des Volumens des Ovulums, ohne dass aber irgendwelche Differenzierungen eintreten. Wir erhalten demnach eine nackte Samenanlage. LLOYDs Angaben waren also völlig korrekt. Innerhalb der Sektion *Cinchonoideae-Cinchoninae-Oldenlandieae*, der *Houstonia* angehört, dürften die Verhältnisse variieren, denn KARSTEN (1891) bildete für *Scyphiphora hydrophyllacea* einen Nuzellus von gewöhnlichem Sympetaltypus ab, und dieselbe Beobachtung wurde von DAHLGREN bei *Hoffmannia refulgens* gemacht. Selbst habe ich bei *Pentas* einen Ovulumtypus beobachtet, der am ehesten an *Bouvardia* erinnert. *Oldenlandia* ist oben beschrieben worden.

Der *Houstonia*-Typus ist bisher mit Sicherheit nur bei *Houstonia coerulea* und *longifolia* angetroffen worden.

Der ***Phyllis*-Typus.** (Fig. 3 f—i.)

Bei *Phyllis nobla* erheben sich die Samenanlagen als zwei mächtige Wülste von der verhältnismässig hohen gemeinsamen Plazenta. Durch ungleichmässiges Wachstum kommt die ursprüngliche Scheitelzelle allmählich auf derjenigen der Lateralwandungen des Ovulums zu liegen, die von der Fruchtfachscheidewand abliegt. In der subepidermalen Schicht dieser Zellpartie ist eine Archesporzelle wahrzunehmen. Dieses Stadium entspricht zweifellos dem hemitropen bei den Galieen. Durch tangentiale Teilungen, die zuerst oberhalb einer die Archesporzelle bedeckenden wenigzelligen Epidermisscheibe und dann seitwärts und unterhalb dieser Scheibe beginnen, entsteht die erste Anlage des Integuments. Die Archesporzelle nimmt ungeheuer an Volumen zu, wobei sie sich in der Längsrichtung erheblich streckt. Bei dieser Streckung buchtet sich die Nuzellarepidermis in die Mikropyle aus, der Prozess endet aber nicht mit dem Erreichen der schwachen Konvexität, wie sie den *Vaillantia*-Typus charakterisierte, sondern geht weiter, bis die Archesporzelle, von der Nuzellarepidermis umhüllt, zapfenförmig in die Mikropyle hineinragt. Während dieses Verlaufes erfahren auch

die Zellen der Nuzellarepidermis eine Streckung, die Vergrösserung der Fläche wird nur in geringem Grade durch weitere Zellteilungen erreicht.

Der *Phyllis*-Typus findet sich zweifellos bei einer ganzen Reihe Rubiaceengattungen; er ist von mir angetroffen worden bei *Phyllis, Psychotria, Cephalanthus, Hoffmannia* und *Chiococca.*

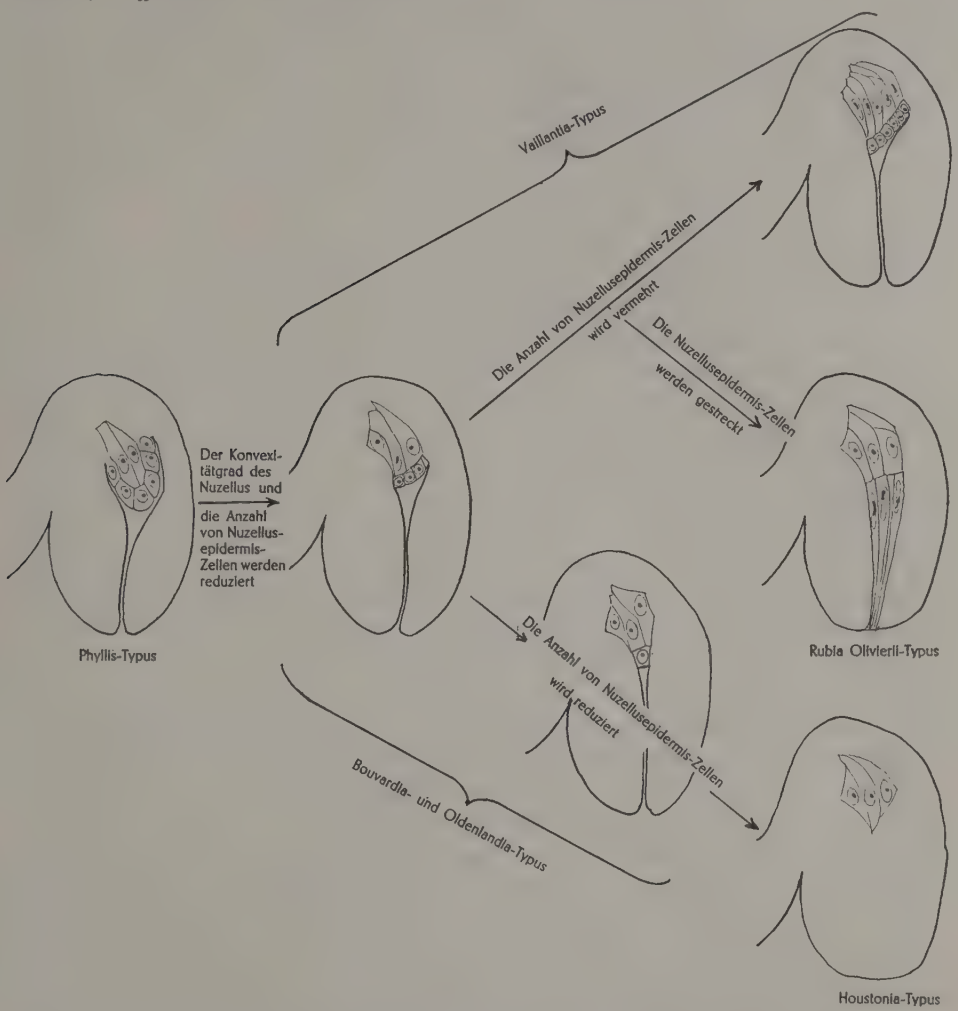


Fig. 4. Übersicht der in der Familie *Rubiaceae* vorkommenden Nuzellus- und Integumententwicklungstypen.

Der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Typen.

Studiert man die interessanten Ovulumbauten bei den Rubiaceen, so gewahrt man eine verzweigte Entwicklungskette (Fig. 4). Was primär und was sekundär ist, ist ja stets schwierig zu entscheiden, dass aber der *Houstonia*-Typus und der *Vaillantia*-Typus in Zusammenhang miteinander stehen, muss als sicher

angesehen werden, ein vermittelndes Glied bilden ja der *Bouvardia*- und der *Oldenlandia*-Typus. Würde auch die einzige Zelle, die bei *Oldenlandia* ungeteilt blieb und dort die Nuzellarepidermis repräsentierte, geteilt werden, so wäre ja das Resultat dasselbe undifferenzierte Ovulum wie bei *Houstonia*. Direkt geht ja hieraus hervor, dass ein grosser Teil des Gewebes im *Houstonia*-Ovulum dem Integumentgewebe bei den übrigen Rubiaceen homolog ist. Bezeichnend ist auch, dass bei *Houstonia* eben diese Zellen, die der Nuzellarepidermis bei *Bouvardia* und *Oldenlandia* entsprechen, am längsten ungeteilt bleiben. SCHUMANN (1891) ist auch der Ansicht, dass *Houstonia*, *Oldenlandia* und *Bouvardia* einander sehr nahe stehen, obwohl sie nicht derselben Sektion zugewiesen werden. Er sieht sie als vermittelnde Glieder zwischen den Sektionen an.

Da der *Vaillantia*-Typus so selten bei den Angiospermen (siehe Kap. II B) und nur bei denjenigen Sektionen der Rubiaceen angetroffen wird, die von den Systematikern als die höchstentwickelten der Familie betrachtet werden, so kann man den Schluss ziehen, dass er sekundär ist, aus dem *Phyllis*-Typus dadurch entstanden, dass die Ausbuchtung der Nuzellarepidermis auf einem sehr frühen Stadium stehengeblieben ist. Indessen enthält die Nuzellarepidermis bei den Galieen oft eine viel grössere Anzahl Zellen, als wie man sie in der unausgebuchteten Nuzellarepidermis beim *Phyllis*-Typus antrifft, weshalb man vermuten darf, dass zwei Entwicklungsphasen vorliegen, ausgebliebene Ausbuchtung und Zunahme des Durchmessers der ungeteilten Zellscheibe. Durch Verminderung der Anzahl der Zellen sind dagegen der *Bouvardia*- und der *Oldenlandia*-Typus entstanden. Die eigenartigen und instabilen Verhältnisse bei *Rubia Olivieri* sind natürlich eine weitere Entwicklung des *Vaillantia*-Typus. Der Entwicklungsverlauf ist demnach möglicherweise wie in Fig. 4.

Indessen kann man sich vielleicht denken, dass das Ganze teilweise auf mechanischen Ursachen beruht. Wo nur eine einzige Nuzellarepidermiszelle vorhanden ist, kann natürlich keine zapfenförmige Bildung in die Mikropyle hineinragen, wenn die Embryosackmutterzelle sich streckt. Die letztere muss sich dann Raum dadurch schaffen, dass sie die umliegenden Zellen zusammendrängt. Ist nur eine einzige Embryosackmutterzelle wie bei *Phyllis* und eine mehrzellige Nuzellarepidermis vorhanden, so bietet natürlich diese letztere den geringsten Widerstand, weshalb die übrigen Zellen, die die Embryosackmutterzellen umgrenzen, nicht so kräftig zusammengedrückt werden, sondern stattdessen die Zellen der Nuzellarepidermis eine Streckung erfahren und die Epidermis in die Mikropyle ausgebuchtet wird. Ist die Epidermis vielzellig und die Anzahl der Embryosackmutterzellen gleichgross oder grösser, so kann auch in diesem Falle aus mechanischen Gründen kaum eine Ausbuchtung geschehen. Es liegt viel Bestechendes in dieser mechanischen Erklärung, und aus der oben gegebenen Darstellung geht hervor, dass eine bestimmte Korrelation zwischen einerseits dem Verhältnis Anzahl Embryosackmutterzellen : Anzahl Nuzellarepidermiszellen und andererseits dem Konvexitätsgrad der Nuzellarepidermis besteht.

B. Kommen bei den übrigen Angiospermen die bei den Rubiaceen gefundenen Ovulumtypen vor?

Bei den Angiospermen pflegt man zwei Nuzellustypen zu unterscheiden, Crassinuzellus und Tenuinuzellus. Der Tenuinuzellus besteht ausser einer oder mehreren Embryosackmutterzellen nur aus Epidermis, der Crassinuzellus ausserdem aus einer grösseren oder geringeren Anzahl somatischer Zellen. Der rudimentäre Nuzellus ist als ein Spezialfall des Tenuinuzellus betrachtet worden. Als nackte Samenanlage hat man die Fälle bezeichnet, bei denen ein Integument fehlt.

Crassi- und Tenuinuzellus.

Zu einem Verständnis des Zusammenhanges und des Unterschiedes zwischen den Nuzellustypen ist es in erster Linie notwendig, festzustellen, wie und wann im Laufe der Entwicklung der eigentliche Unterschied eintritt. In sämtlichen Fällen bis auf wenige Ausnahmen sieht ja der undifferenzierte Ovularhöcker gleichförmig aus. Leider haben die Embryologen sich sehr wenig mit Untersuchungen über die Differenzierungen im Ovulum beschäftigt, die zur Ausbildung des Nuzellus und des Integuments führen. In neueren wie in älteren Arbeiten sucht man vergebens nach eingehenderen Angaben über diese Prozesse. Indessen ist es möglich, aus den Figuren in verschiedenen Werken eine ganze Menge herauszulesen; ergänzende Studien habe ich an Prof. O. ROSENBERGS Präparatensammlung ausgeführt. Bei Pflanzen mit Crassinuzellus wird das Integument (bzw. die Integumente) in Form eines ringförmigen Wulstes (bzw. solcher Wülste) um das Ovulum herum und in dessen unterer Hälfte oder wenigstens ein gutes Stück unterhalb seines Scheitels angelegt. Demnach bleibt ein dicker Körper oberhalb des Integuments übrig. Dieser Körper ist der Nuzellus, direkt ist ein Crassinuzellus erhalten worden.

Bei den meisten Tenuinuzellaten (die Sympetalen) wird dagegen das Integument nahe dem Scheitel des Ovulums angelegt, sodass oberhalb der Integumentanlage nur eine geringe Anzahl Epidermiszellen vorhanden sind, unter denen dann die Archesporzelle bzw. -zellen liegen. Danach wird der typische Tenuinuzellus durch die Streckung des Archespors und dadurch bedingte Ausbuchtung der Epidermis ausgebildet. So war ja die Entwicklung bei *Phyllis* und anderen nach dem *Phyllis*-Typus gehenden Rubiaceen, so vollzieht sich auch die Entwicklung bei *Gentiana*, was deutlich aus SCHNARFS (1931) Bildern hervorgeht, und so, glaube ich, erfolgt die Entwicklung bei den meisten Tenuinuzellaten. Bei einigen Tenuinuzellaten ist vielleicht der Verlauf ein anderer, aber in diesen Fällen dürfte man ihn als durch eine Verschiebung der Zeitfolge für die Anlegung des Integuments und die Streckung des Archespors bedingt betrachten können. Bei *Rhinanthus* habe ich nämlich beobachtet, dass die Archesporzelle sich so streckt, dass diese und die sie bedeckende Epidermis eine zapfenförmige Verlängerung des Ovulums bilden. Das Integument wird dann durch Teilung

der die Basis des Zapfens umgebenden Epidermiszellen gebildet. Bei einigen Gentianaceen geschehen, wie aus STOLTS (1921) Bildern hervorgeht, die tangentialen Teilungen in der Epidermis des Ovulums gleichzeitig damit, dass die Embryosackmutterzellen sich strecken. In diesen sämtlichen Fällen kann jedoch angenommen werden, dass das Integument bzw. die Integumente unmittelbar neben dem ursprünglichen Ovulumscheitel angelegt werden. MAURITZON (1934 c) hat verschiedene Stadien der Ovulumentwicklung bei *Radiola linoides* abgebildet. Seine Fig. 1 A zeigt den jungen Ovularhöcker vor der Ausbildung der Integumente, seine Fig. 1 B nach Ausbildung der Integumente und des Nuzellus. Der Zusammenhang zwischen diesen Bildern lässt sich nicht anders als durch einen der drei Prozesse erklären, die ich oben für die Entwicklung des Tenuinuzellus beschrieben habe.

Die Bildung des Tenuinuzellus kann indessen auch auf eine ganz andere Weise vor sich gehen. Bei den Orchideen (VERMOESEN 1911, PACE 1907, AFZELIUS 1916 u. A.), die ja durch einen Tenuinuzellus charakterisiert sind, ist bereits die junge Ovulumanlage eine wenigzellige Bildung, sie besteht nur aus einer zentralen Zellenreihe, die von Epidermis umgeben ist. Man könnte hier zum Unterschied von dem Normalen von einem Tenuiovulum sprechen. Weit unterhalb des Scheitels dieses Ovulums werden die Integumente angelegt. Oberhalb der Integumente bleibt also ein dünner Körper übrig, ein Tenuinuzellus, gebildet in gleicher Weise wie ein Crassinuzellus. Es gibt somit zwei verschiedene Tenuinuzellustypen, den Sympetaltypus und den Orchideentypus. Der Orchideentypus wird vereinzelt im System angetroffen, ich habe ihn bei *Drosera* und *Hypericum* beobachtet. Im letzteren Falle enthält das Ovulum jedoch mehrere zentrale Zellenreihen, die aber sämtlich in Kontakt mit der Epidermis stehen. Wir haben hier demnach einen Zwischentypus.

Wo ein Tenuiovularhöcker vorkommt, kann indessen die Differenzierung von Nuzellus und Integument dem Sympetalschema folgen. Dies ist der Fall bei mehreren saprophytischen Gentianaceen (GOEBEL 1929, JOHOW 1885, 1888, OEHLER 1927; siehe unten). Ein äusserst dünner Ovularhöcker liegt auch bei einigen Rubiaceen vor, z. B. bei *Hoffmannia*, bei der sämtliche internen Zellen im Ovularhöcker mit den Epidermiszellen in Kontakt stehen.

Ein dritter Weg für die Ausbildung eines Tenuinuzellus ist der Fall, wo sämtliche Zellen in einem, der Entstehungsweise nach zu urteilen, Crassinuzellus, mit Ausnahme der Epidermis, zu Archespor ausgebildet werden. Ob dies in Wirklichkeit vorkommt, ist mir unbekannt, theoretisch ist es jedenfalls denkbar.

Tabelle I enthält Angaben über die Beschaffenheit der Ovulumanlage (c = Crassiovulum, t = Tenuiovulum), die Bildungsstelle des Integuments bzw. der Integumente (a = apikal, b = mehr basal) sowie den Bau des fertigen Nuzellus (T = Tenuinuzellus, C = Crassinuzellus). Einige der Angaben beziehen sich auf Illustrationen in verschiedenen Werken, wo dann der Autor angeführt ist, andere auf meine Studien an Prof. O. ROSENBERGS Präparatsammlung (bezeichnet R—F), andere wieder auf Studien an eigenen Präparaten (F).

Die meisten in der Tabelle aufgeführten Typen sind aus verschiedenen Werken herausgelesen worden, die ich mehr oder weniger zufällig durchgesehen habe.

Tabelle I.

Beschaffenheit der Ovulumanlage, die Bildungsstelle des Integuments bzw. der Integumente und den Bau des fertigen Nuzellus bei Arten verschiedener Gattungen.

Die Gattung, wozu die studierten Arten gehören	Die Eigenschaften (siehe den Text!)	Der Autor	Die Gattung, wozu die studierten Arten gehören	Die Eigenschaften (siehe den Text!)	Der Autor
Peperomia	c b C	WARMING 1878, R–F	*Tilia*	c b C	STENAR 1925
Phytolacca	c b C	MAURITZON 1934 a, R—F	*Eutelea*	(c) b C	D:o
			Canarium	c b C	WIGER 1935
Mercurialis	c b C	MALTE 1910	*Melia*	c b C	D:o
Sarcococca	c b C	WIGER 1935	*Chukrasia*	c a—b C	D:o
Pachysandra	c a—b C	D:o	*Armeria*	c b C	DAHLGREN 1916
Buxus	c a—b C	D:o	*Primula*	c a T	WARMING 1878
Aristolochia	c b C	WARMING 1878	*Symphytum*	c a T	D:o
Ranunculus	c b C	R—F	*Verbascum*	c a T	D:o
Cleome	c b C	MAURITZON 1934 d	*Rhinanthus*	c a T	F
Eschscholzia	c b C	R—F	*Gentiana*	c a T	SCHNARF 1931
Drosera	t b T	R—F	*Syringa*	c a T	WARMING 1878
Viola	c b C	WARMING 1878	*Galium, Asperula m. fl.*	c a T	F
Passiflora	c b C	D:o	*Senecio*	c a T	WARMING 1878
Begonia	c b C	D:o	*Butomus*	c b G	R—F
Hypericum	(t) b (T)	R—F	*Tillandsia*	c b C	BILLINGS 1904
Sedum	c b C	MAURITZON 1933	*Burmannia*	t b T	ERNST & BERNARD 1912
Bergenia	c b C	D:o			
Astilbe	c b C	D:o	*Thismia*	t b T	MEYER 1909
Rodgersia	c b C	D:o	*Cypripedium*	t b T	PACE 1907
Ribes	c b C	WARMING 1878	*Himantoglossum*	t b T	HEUSSER 1915
Dicraea	t b T	MAGNUS 1913			
Hydrobium	t b T	D:o	*Cephalanthera*	t b T	R—F
Peplis	c b C	MAURITZON 1934 b	*Listera*	t b T	R—F
Malva	c b C	STENAR 1925			
Sparmannia	c b C	D:o			

Zweifellos liesse sich durch weitere Literaturstudien die Liste beträchtlich erweitern. Die angeführten Typen dürften indessen genügen, um Schlüsse daraus ziehen zu können.

Aus der Tabelle geht hervor, dass von den aufgezählten Arten sämtliche mit Crassinuzellus Integumente haben, die weit vom Ovulumscheitel ab angelegt werden. Ausnahmen bilden jedoch *Buxus sempervirens*, *Pachysandra terminalis* und *Chukrasia tabularis*. Bei diesen ist jedoch der Ovulumscheitel stark abgestumpft, weshalb auch hier das Integument in Wirklichkeit verhältnismässig weit von der Scheitelzelle des Ovulumscheitels ab angelegt wird, und eben dies dürfte

das Wesentliche sein. Der Unterschied zwischen der Anlage des Integuments bei Typen mit Crassinuzellus und bei solchen mit Tenuinuzellus von Sympetaltypus läge demnach in dem Abstand der Anlage von der Scheitelzelle der Ovulumanlage, d. h. in dem Durchmesser der ungeteilten Epidermisfläche oberhalb des Integumentwulstes. Indessen ist diese Fläche bei gewissen Galieen, insbesonder bei Typen, die den *Galium*- und *Asperula*-Gattungen angehören, oft gross, in welchem Falle es sich jedoch um eine Neubildung im Zusammenhang mit der enormen Vermehrung der Anzahl der Archesporzellen handeln dürfte. Am korrektesten wäre es demnach, von dem Durchmesser der Epidermisfläche im Verhältnis zum Durchmesser des Archespors zu sprechen.

Aus der Darstellung geht direkt hervor, dass die vielen Zwischenformen zwischen extremem Crassinuzellus und typischem Tenuinuzellus, die vorhanden sind, auf zwei verschiedene Weisen entstehen können: dadurch, dass das undifferenzierte Ovulum ein Mittelding zwischen Crassi- und Tenuiovularhöcker ist, oder dadurch, dass das Integument mehr oder weniger nahe der Scheitelzelle des Ovulums differenziert wird.

Die Ansicht ist aufgestellt worden, dass der Tenuinuzellus als eine Reduktion des Crassinuzellus aufzufassen sei. Dies trifft wohl für einen Tenuinuzellus von Orchideentypus zu. Hier war ja bereits ein Tenuiovulum vorhanden, von dem es sich sehr wohl denken lässt, dass es durch Reduktion aus einem Crassiovulum hervorgegangen ist. Das Crassiovulum ist ja innerhalb des Angiospermsystems der in der überwiegenden Anzahl von Fällen vorkommende Ovulumtypus. Ganz anders verhält es sich mit dem Tenuinuzellus von Sympetaltypus. Dieser ist sicherlich eine sekundäre Erscheinung, ist aber kaum als eine Reduktion, sondern eher als eine Weiterentwicklung zu betrachten.

Die Gewebe in einem Tenuinuzellus von Orchideentypus sind den Geweben in einem Crassinuzellus homolog. Will man in einem Tenuinuzellus von Sympetaltypus Gewebe suchen, die den Geweben in einem Crassinuzellus homolog sind, so muss man ausser dem Nuzellus einen grossen Teil von den Geweben der Chalaza mitnehmen. Durch dieses Verfahren gewinnt man Übereinstimmung mit VERMOESEN (1911), der nicht nur in dem Nuzellus, sondern in dem ganzen Ovulum ein Sporangium sehen will. Dies steht auch in Einklang mit BERGMANS (1935 c) Fund eines mehrzelligen Archespors bei gewissen Biotypen von *Leontodon*, wo ein mehrzelliges Archespor sich vom Nuzellus weit in die Chalaza hinab erstreckte, mit den Verhältnissen bei *Galium* (siehe unten), mit dem sporadischen Auftreten vereinzelter Archesporzellen oder archesporzellenähnlicher Zellen in Chalaza und Funikulus (*Empetrum* nach SAMUELSSON 1913, *Fuchsia* nach TÄCKHOLM 1915) und vielleicht mit den Verhältnissen bei *Casuarina* (TREUB 1891, FRYE 1903). Bei einigen wenigen Pflanzen sind sowohl Makro- als Mikrosporangien tragende Bildungen angetroffen worden. Zu diesen gehören ausser einigen Koniferen *Salix* (LUNDSTRÖM 1875, CHAMBERLAIN 1897) und *Begonia* (SANDT 1921). Das zuerst von GOEBEL beobachtete, später von SANDT näher beschriebene Verhältnis bei einer Knollenbegonia ist sehr interessant. Hier finden sich atrope Mitteldinge zwischen Mikro- und Makrosporangien. Der Makrosporangiumteil dieser Bildungen besteht u. a. aus einem wohlausge-

bildeten Nuzellus, der oft von einem oder zwei mehr oder weniger wohlausgebildeten Integumenten umgeben ist. Unter dem Embryosack liegt in diesem Nuzellus, in der Chalaza und im Funikulus (= Hauptteil des Mikrosporangiumgebiets) ein oft wohlausgebildetes Mikrosporangium. Auch dies zeigt, dass nicht, wie u. a. GOEBEL meint, nur der Nuzellus als ein Sporangium zu betrachten ist, sondern dass eher VERMOESENs Ansicht die richtige ist. Es ist sogar verlockend in der ganzen Plazenta mit ihren Samenanlagen das mit einem Sporangium homologe Gewebe zu sehen.

Das Vorkommen eines Crassi- oder Tenuinuzellus ist von nicht unbedeutendem systematischem Wert. Ich glaube, der Wert würde noch grösser sein, wenn man darauf Rücksicht nähme, ob der jeweils vorliegende Tenuinuzellus von Sympetal- oder von Orchideentypus ist. Von den Monokotyledonen haben die meisten Familien einen Crassinuzellus, indessen kommt ein Tenuinuzellus u. a. bei den *Burmanniaceae* und *Orchidaceae* vor. Bei diesen beiden Familien ist der Tenuinuzellus von Orchideentypus. Innerhalb der *Parietales* weisen einen Tenuinuzellus nur die Familien *Droseraceae* und *Loasaceae* auf, bei den *Droseraceae* ist der Nuzellus von Orchideentypus. Bei den *Guttifereae* ist der Nuzellus in der Regel von crassinuzellatem Typus, *Hypericum* aber hat eher einen Tenuinuzellus, der von Orchideentypus ist. Bei den *Umbelliflorae*, bei denen sowohl Tenuinuzellus als Crassinuzellus vorkommen (HÅKANSSON 1923), ist die Bildung des Tenuinuzellus offenbar nach dem Sympetalschema erfolgt.

In hohem Grade bemerkenswert ist jedoch der Umstand, dass das Vorkommen oder Nichtvorkommen einer Deckzelle in keinem Zusammenhang damit steht, ob der Tenuinuzellus von Orchideen- oder von Sympetaltypus ist.

Aus dem in diesem Kapitel Angeführten kann u. a. der Schluss gezogen werden, dass der Ovulumtypus, der bei den Rubiaceen als *Phyllis*-Typus bezeichnet worden ist, bei den Angiospermen gewöhnlich ist, und dass der Nuzellusbau und die Entwicklung desselben ganz mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Sympetalen übereinstimmt.

Rudimentärer Nuzellus.

Aus dem Obigen geht hervor, dass der sog. rudimentäre Nuzellus mit Recht als ein Spezialfall des Tenuinuzellus betrachtet worden ist, auch wenn es sich um eine solche vielzellige Bildung wie bei *Galium* handelt. Das Wesentliche ist ja die Bildungsstelle für das Integument. Die Bezeichnung rudimentärer Tenuinuzellus wäre vielleicht glücklicher gewesen.

GUIGNARD (1917 a & b) untersuchte mehrere Asclepiadaceen, nämlich *Asclepias curassavica*, *Vincetoxicum officinale* und *nigrum*, *Marsdenia erecta* und *Stapelia variegata*. Alle diese hatten dickes Integument und einen solchen Nuzellusbau, dass sie von DAHLGREN als Repräsentanten für Pflanzen mit rudimentärem Nuzellus betrachtet wurden. Möglicherweise ist hier, wie bei den Rubiaceen, die Anzahl Zellen, die in der Nuzellarepidermis enthalten sind, verschieden, doch erlauben GUIGNARDs Bilder keine sicheren Schlüsse in dieser Hinsicht. Bei den Apocynaceen, die gleichfalls von GUIGNARD (GUIGNARD 1917 a & b, vgl. auch

DAHLGREN 1927 b) studiert worden sind, liegt offenbar eine ähnliche Entwicklungskette vor wie bei den Rubiaceen. Der *Phyllis*-Typus liegt bei *Acocanthera venenata, Cerbera lactaria* und *Amsonia Tabernaemontana* vor, doch ist aus GUIGNARDS Bildern nicht ersichtlich, ob die Ausbuchtung des Nuzellus vor, während oder nach der Integumentbildung erfolgt ist. Ob *Vinca rosea* dem *Phyllis-* oder dem *Vaillantia*-Typus folgt, ist ungewiss, dagegen folgen sicher *Vinca minor*, *Tabernaemontana Wallichiana* und *Parsonia Rheadii* dem letzteren. *Apocynum cannabinum* steht, wie mir scheint, dem *Bouvardia*-Typus am nächsten.

Bei verschiedenen *Cuscuta*-Arten gibt es wahrscheinlich ein Nuzellus, der ein Mittelding zwischen dem rudimentären Typus und dem gewöhnlichen Sympetal-Typus darstellt. (Vgl. die Figuren von PETERS 1908 und JOHRI & NAND 1934.)

Zu Repräsentanten für Pflanzen, deren Samenanlagen früheren Angaben gemäss eines Integuments ermangeln, gehören saprophytische Gentianaceen (JOHOW 1885, 1888, FIGDOR 1897). GOEBEL (1929) untersuchte indessen *Leiphaimos azureus*, welche Art wie alle bisher untersuchten saprophytischen Gentianaceen ein Tenuiovulum hat. GOEBEL schreibt: »Nach Untersuchung eines freilich nur spärlichen Materials scheint mir doch eine Andeutung eines Integuments und einer Mikropyle (als seichte, leicht zu übersehende Einsenkung) vorhanden zu sein.» GOEBELS Abb. 1602 zeigt, dass hier wirklich ein nahe dem Scheitel des Ovulums angelegtes Integument und eine Mikropyle vorhanden sind, demnach ist der Nuzellus, obwohl das undifferenzierte Ovulum von Orchideentypus war, von Sympetaltypus. Die Nuzellarepidermis wird durch eine einzige Zelle repräsentiert, also eine Entsprechung zu dem *Oldenlandia*-Typus. Bei anderen *Leiphaimos*-Arten ist die Samenanlage undifferenziert (siehe nächstes Kapitel). Von *Voyriella parviflora* sagt OEHLER (1927): »Die epidermalen Zellen der Samenanlage beginnen sich in periklinaler Richtung zu teilen. Eine einzige Zelle, über dem Scheitel der Embryosackmutterzelle, bleibt ungeteilt (Abb. 16 b u. c) —. Die Bildung des Integuments setzt so hoch an der Samenanlage an, dass alle Zellen bis auf eine einzige, die direkt am Scheitel gelegen ist, sich daran beteiligen. — Hier bleibt sicher nur eine einzige Zelle ungeteilt und überdeckt die Embryosackmutterzelle. Der Integumentwulst wölbt sich weit über den Scheitel der E. M. C. —.» Hier wird zum Unterschied von *Leiphaimos azureus* ein kräftiges Integument und eine verhältnismässig lange Mikropyle gebildet. Sowohl *Leiphaimos* wie *Voyriella parviflora* vertreten unter den Gentianaceen einen Typus, der unter den Rubiaceen von *Oldenlandia* repräsentiert wird.

In OEHLERS Abbildungen 13 c und d liegt bei *Voyria coerulea* die Embryosackmutterzelle tiefer als subepidermal, was nach OEHLER darauf beruht, dass die Ovularepidermis geteilt worden ist. Vermutlich sind jedoch die Schnitte schräg gegangen, so dass Zellen des Integuments auch getroffen worden sind. Das Integument wird kräftig und die Mikropyle lang, was auch SVEDELIUS (1902) beobachtet hat. Ob der Nuzellus von Sympetaltypus ist oder auf rudimentären Stadium stehen bleibt, lässt sich auf Grund der Abbildungen OEHLERS oder SVEDELIUS' nicht entscheiden, auch nicht wie viele Zellen in der Nuzellusepidermis enthalten sind.

Von *Thesium montanum* schreibt SCHULLE (1933): »Während die nackten Samenanlagen weiter in die Länge wachsen, verändern sie dadurch etwas ihre Gestalt, dass sich die der Nucellusspitze benachbarten Teile auffallend vorwölben und so ein Art Mikropyle bilden [vgl. SCHULLEs Fig. 7 d, e], WARMING (1878) beobachtete diese Bildungen auch bei *Thesium ebracteatum* und sah in ihr ein rudimentäres Integument. Er führte ihre Entstehung auf wiederholte tangentiale Teilungen der Epidermis zurück. GOEBEL sieht die Einsenkung der Spitze der Samenanlage als den Rest einer Mikropyle an. 'Es würden dann die Santalaceen die Andeutung eines dicken Integuments besitzen (1923, S. 1757)'. Ebenso hält SCHNARF (1929, S. 34) die Verwachsung zwischen dem kleinen Nuzellus und einem einzigen Integument nicht für ausgeschlossen. Ich konnte die erwähnte Wucherung der Samenanlage bei *Thesium montanum* nicht in der gleichen Weise verfolgen, wie es WARMING sah; es ist hier auch tiefer gelegenes Gewebe an der Bildung beteiligt. Wenn auch durch diese Beobachtung die Annahme eines dicken Integuments bestätigt wird, kann man ihr dennoch keine zu grosse Bedeutung zumessen. Es darf nämlich nicht ausser Acht gelassen werden, dass die Integumentanlage sich später nicht weiter entwickelt und deshalb keine Samenschale ausgebildet wird. Es ist daher angebracht, auch weiter von einer »nackten» Samenanlage zu sprechen.» Offenbar ist SCHULLE nicht sehr geneigt, in dieser Vorwölbung ein Integument zu sehen, jedoch stimmen SCHULLEs Bilder (7 c, d, e) völlig mit jüngeren Stadien bei den Galieen überein. Zweifellos haben wir es hier mit einem rudimentären Nuzellus und einem dicken und kurzen (rudimentären) Integument zu tun.

Indessen wies schon LLOYD (1902) auf die Ähnlichkeit der Integumentbildung bei den Galieen, in erster Linie *Vaillantia hispida,* und bei *Thesium* hin. »The manner which the integument has its origin recalls vividly the figures by WARMING of the Nucellus of *Thesium,* one of the *Santalaceae*». Wie SCHULLE, so behauptete GUIGNARD (1885), dass *Thesium* völlig eines Integuments ermangelt. Zu dieser Ansicht GUIGNARDs bemerkt LLOYD mit Recht, »indeed he takes the position that there is no integument at all in *Thesium,* though it must be said that in making the statement he is referring to the seed, rather than to the young ovula». Denselben Irrtum begeht SCHULLE. Natürlich kann ein sehr kurzes Integument nicht den ganzen Samen als Samenschale umhüllen. Die Abwesenheit einer Samenschale bildet keine Garantie für die Abwesenheit eines Integuments.

Für *Myzodendron* gibt JOHNSON (1889) das Vorkommen eines Integuments an, das durch Teilung der Epidermis auf der Aussenseite des Ovulums gebildet und durch einen Einschnitt nahe dem Scheitel des Ovulums begrenzt ist. SKOTTSBERG (1913) bestreitet das Vorkommen dieses Einschnitts und behauptet, dass ein Integument fehlt. Nach SKOTTSBERGs Abb. 10 b scheint es jedoch keineswegs ausgeschlossen, dass die Epidermis wenigstens auf der Aussenseite des Ovulums geteilt wird. Dies könnte sehr wohl ein Integument darstellen, das in höherem Grade rudimentär als bei *Thesium* ist. Der Nuzellus könnte solchenfalls als ein rudimentärer betrachtet werden.

SCHNARF (1929) hat die Entstehung der jetzt mit dem Ausdruck »rudimen-

tärer Tenuinuzellus» bezeichneten Bildung als das Resultat einer kongenitalen Verwachsung von Nuzellus und Integument erklären wollen. Der Erklärungsversuch ist kaum gelungen. Von einer Verwachsung ist ja keine Rede. Will man indessen den Vorgang »kongenitale Verwachsung» nennen, so könnte man mit demselben Recht sagen, dass der Tenuinuzellus von Sympetaltypus gleichfalls durch eine kongenitale Verwachsung entstanden sei. Dies wäre jedoch weder zweckmässig noch richtig und würde in keiner Weise den Unterschied des Nuzellusbaues bei Typen mit rudimentärem und mit normalem Tenuinuzellus erklären.

Undifferenzierte Ovula.

Der Ausdruck »undifferenziertes Ovulum» ist meines Erachtens besser als der sonst übliche »nackte Samenanlage», da dieser letztere Ausdruck mehr an die Samenschale als an das Integument denken lässt. Doch ist bei den meisten hierhergehörigen Typen ein Funikulus differenziert. Zweifellos können undifferenzierte Ovula auf verschiedene Weisen entstehen, wenigstens auf zwei: 1) keine Teilungen der Epidermis des Ovulums finden statt; 2) sämtliche Zellen am Scheitel des Ovulums werden geteilt. Dem letzteren Typus gehören an die oben beschriebene *Houstonia* sowie einige saprophytische *Gentianaceen,* nämlich *Leiphaimos* spp. und *Cotylanthera tenuis.* Bei *Leiphaimos* geschieht die Entwicklung folgendermassen: »In einem folgenden Stadium wird die Epidermis durch perikline Teilungen zweischichtig, so dass nicht wie bei *Voyriella* eine Zelle am Scheitel der Samenanlage ungeteilt bleibt (Abb. 20 c)» (OEHLER 1927). OEHLERs Abb. 20 c zeigt eben, wie bei einer letzten Zelle am Scheitel der Embryosackmutterzelle die Teilung beginnt. Somit bleibt möglicherweise die Zelle am längsten ungeteilt, was vollkommen mit den Verhältnissen bei *Houstonia* übereinstimmt. Dass diese Samenanlage anderen sog. nackten Samenanlagen homolog ist, darüber ist OEHLER völlig klar gewesen; »Die Zellschichten, die hier den Embryosack umschliessen, sind aber wohl nicht als einfache Nuzellusschichten zu betrachten. Vielmehr repräsentieren sie Nuzellus und Integument zugleich». Schon FIGDOR (1897) wies nach, dass die Samenanlage bei *Cotylanthera tenuis* nackt ist. Etwas über die von JOHOW (1885, 1888) untersuchten *Voyria*-Arten *trinitalis, uniflora, tenella* und *obconica* zu sagen, ist nicht möglich, JOHOW bezeichnete sie als nackt. Vermutlich stimmen sie sämtlich mit den *Houstonia-, Oldenlandia-* oder *Bouvardia*-Typen überein.

Von einem ganz anderen Typus ist das undifferenzierte Ovulum, das bei *Crinum* (GOEBEL, STENAR u. A.) vorhanden ist. STENAR (1925), der die letzten Untersuchungen hierüber ausgeführt hat, spricht von einem nackten Ovulum bei *Crinum latifolium, longifolium, Powelli, amabile.* An der jungen Ovulumanlage erfolgen keine Teilungen der Epidermis, folglich finden sich hier keine Prozesse, die als der Integumentbildung bei anderen Typen homolog betrachtet werden können.

Das Ovulum bei *Rubia Olivieri,* das oben beschrieben worden ist, ist zwar dem Äusseren nach oft undifferenziert, jedoch dürfte es nicht zu undifferenzierten Ovula zu rechnen sein, da im Inneren Differenzierung vorhanden ist.

In der Literatur kommen zerstreute Angaben über nackte Ovula vor. Hierzu gehören Angaben über die Verhältnisse bei den *Olacaceen* (VALETON 1886), ferner bei dem Gras *Melocanna* (STAPF 1904) u. a. Diese Angaben genügen nicht, um sich ein Urteil über die wirkliche Sachlage hier zu bilden.

Bei zahlreichen Loranthaceen und Balanophoraceen sind Samenlagen und oft Plazenten unbedeutend und garnicht ausgebildet. Auf die Verhältnisse bei diesen einzugehen, liegt ausserhalb des Rahmens dieser Abhandlung. Natürlich sind hier weder Integumente noch Nuzelli differenziert. Betreffs der Einzelheiten siehe die Zusammenfassungen bei DAHLGREN (1927 b) und SCHNARF (1929) und die dort angeführte Literatur.

C. Wie sind die verschiedenen Teile des Ovulums zu definieren?

DAHLGREN sagt 1927 b: »Wie hat man nun Nuzellus zu definieren? Umfasst er nur denjenigen Teil der Samenanlage, der von einem Integument umschlossen wird, oder soll man zu ihm, wie z. B. bei Rubiaceen, alle Gewebepartien rechnen, die einen Embryozack oder wenigstens seine Mutterzelle umgeben?» DAHLGREN kommt zu dem Resultat, dass eine in sämtlichen Fällen anwendbare Definition zu geben kaum möglich ist, und fährt fort: »Am zweckmässigsten wird es wohl sein, unter Nuzellus denjenigen Teil der Samenanlage zu verstehen, der mehr oder weniger kräftig entwickelt vom (inneren) Integument umgeben ist». Die Forscher, die den Nuzellusbegriff zu definieren versucht haben, haben verlangt, dass der Begriff teils einen differenzierten Körper und teils das Gewebe bezeichnen soll, das den Embryosack oder wenigstens die Embryosackmutterzelle umschliesst. Dies ist jedoch nicht möglich, da die Embryosackmutterzelle bisweilen garnicht in einer solchen differenzierten Bildung liegt, z. B. bei *Crinum*, *Houstonia*, *Galium*, *Leiphaimos*. Die Versuche sind daher misslungen. Mit dem Ausdruck Nuzellus das Gewebe zu bezeichnen, in welchem die Archesporzellen liegen, ob es nun aus dem Ovulum als eine besondere Einheit differenziert ist oder nicht, kann nicht zweckmässig sein. Dass man Ausdrücke schafft, beruht ja teils auf dem Wunsch, sich orientieren zu können, teils auf dem Wunsch, Benennungen für differenzierte Bildungen zu erhalten. Zu sagen, die Archesporzellen liegen im Nuzellus, und den Nuzellus als das Gewebe zu definieren, in welchem die Archesporzellen liegen, erscheint mir vollständig sinnlos. In einem Ovulum, in welchem überhaupt keine Differenzierung oder nur Differenzierung eines Funikulus erfolgt ist, von einem Nuzellus zu sprechen, ist demnach widersinnig. Hier muss man sich darauf beschränken, von einem undifferenzierten Ovulum zu sprechen. Erst wenn eingehendere Differenzierungen im Ovulum stattgefunden haben, ist es möglich, die Ausdrücke Nuzellus, Integument und Chalaza einzuführen. Meines Erachtens hat man als Nuzellus zu bezeichnen denjenigen Teil der Epidermis des Ovulumscheitels, der bei der Anlegung des Integuments ungeteilt bleibt und diejenigen Gewebe, die von dieser Epidermis mehr oder weniger glockenförmig umschlossen werden, d. h den grösseren oder geringeren Teil des Ovulumscheitels, der innerhalb des (inneren) Integuments liegt. Was

mit Integument gemeint ist, dürfte aus der früheren Darstellung hervorgehen. Diese Definition steht also völlig in Übereinstimmung mit der DAHLGRENs und auch mit der NETOLITSKYs (1926). Die Chalaza ist somit derjenige Teil des Ovulums, der von den Integumentbasen umschlossen wird.

Bei dieser Betrachtungsweise, die in der vorliegenden Arbeit zur Verwendung kommt, ist es nicht immer Nuzellusgewebe, was die Archesporzellen umschliesst. Bei Rubiaceen von *Vaillantia-*, *Bouvardia-* oder *Oldenlandia-*Typus, Apocynaceen, *Thesium*, gewissen saprophytischen Gentianaceen und vielleicht bei *Myzodendron* liegt der grössere Teil der Archesporzellen in der Chalaza. Bei Typen ohne Emporwölbung der Nuzellarepidermis liegen die Embryosackmutterzellen ganz in der Chalaza. Bei *Houstonia, Leiphaimos* spp. und *Crinum* liegen sie in einem undifferenzierten Ovulum. Auch wenn man die Begriffe nicht so abgrenzt, wie es hier geschehen ist, kommt man nicht um die Tatsache herum, dass bei *Klugia zeylanica* (SCHNARF 1921), *Monophyllaea Horsfeldii* (DAHLGREN 1927 b), *Ramondia* und *Haberlea* (GLISIC 1924, 1927) sowie vielleicht anderen Gesneriaceen (vgl. SCHNARF 1931) ein grosser Teil der Embryosackmutterzellen in der Chalaza liegt. Meiner Betrachtungsweise gemäss liegt bei sämtlichen Pflanzen mit Tenuinuzellus von typischem Sympetaltypus ein Teil der Embryosackmutterzellen in der Chalaza, was dazu führt, dass die funktionierende Makrospore oft ganz in der Chalaza zu liegen kommt. Dies ist beispielsweise der Fall bei den Rubiaceen *Cephalanthus* und *Ixora*.

KAPITEL III.

Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten bei den Galieen.

A. Der Galium-Typus.

Innerhalb der Sektion *Galieae* sind zwei verschiedene Typen bezüglich der Entwicklung der weiblichen Gametophyten repräsentiert. Der gewöhnlichste Typus, den ich am eingehendsten bei der *Galium*-Sektion *Eugalium* studiert habe, wird bei den Gattungen *Sherardia, Phuopsis, Asperula, Galium, Mericarpaea, Vaillantia, Warburgina, Callipeltis* und *Rubia* angetroffen. Der seltenere Typus wird von *Crucianella* und wenigstens einer *Rubia*-Art repräsentiert. Ich nenne die beiden Typen *Galium-* bzw. *Crucianella*-Typus. Die beiden zu *Galieae* gehörigen amerikanischen Gattungen *Relbunium* und *Didymea* sind, was die Embryologie betrifft, vollständig unbekannt.

Ich gehe nun dazu über, so eingehend wie möglich den *Galium*-Typus zu beschreiben, hauptsächlich so, wie er bei der Sektion *Eugalium* erscheint.

Das Makrosporangium. Frühzeitig, wenn das Ovulum eine verhältnismässig horizontale Lage einnimmt, sind Embryosackmutterzellen erkennbar teils an ihrer relativen Grösse, teils durch ihr dichtes Plasma. Das Archespor ist mehrzellig (Fig. 5 a—b). Keine Deckzellen werden abgeschnürt. Ursprünglich treten unmittelbar unter der Epidermis des Ovulumscheitels nur wenige Embryosackmut-

Fig. 5. *Galium Mollugo*. a Längs-, b Querschnitt durch das Archespor, c—f Gemini und Univalente in peripheren Archesporzellen ordnen sich bei *2-* und *4-Mollugo* (*2-* und *4-Mollugo* = bzw. diploider und tetraploider *Galium Mollugo*) in den Äquator ein, g—h somatische Zellen nehmen E. M. Z.-Natur an, ihre Kerne befinden sich in Synapsis oder Diakinese (g_2, h_2), welche stark oder ganz asyndetisch verläuft.

terzellen auf. Im Laufe der Entwicklung nehmen diese jedoch enorm an Zahl zu. Diese Zunahme geschieht nicht dadurch, dass die ursprünglich angelegten sich teilen, sondern dadurch, dass die Teilungsprodukte von angrenzenden Zellen somatischen Aussehens Embryosackmutterzellennatur annehmen. Diese Addition von Zellen zum Archespor geschieht sowohl lateral wie unter dem Archespor. In dem fertiggebildeten Archespor kann die Anzahl darin eingehender Elemente

bedeutend werden; LLOYD sagt, dass bei *Galieae* die Anzahl Embryosackmutterzellen zwischen 7 und 15 wechselt, und dass die Höchstzahl bei *Galium* erreicht wird. Indessen sind diese Ziffern allzu niedrig. In einem Querschnitt des Archesporgewebes (Fig. 5 b) bei *Galium Mollugo* habe ich über 50 solche Zellen gezählt, und wenn man bedenkt, dass nicht immer alle Embryosackmutterzellen in derselben Ebene liegen, sondern dass oft mehrere »Stockwerke» Archesporzellen vorkommen, dürfte die Anzahl sicher um die 100 herum betragen. *Vaillantia* und *Rubia* haben ein relativ wenigzelliges Makroarchespor. *Rubia Olivieri* hat zwischen 8 und 10 Embryosackmutterzellen. Die *Crucianella*-Arten haben za. 20 solche Zellen (siehe nächtes Kapitel). Den Rekord hat vermutlich die *Asperula*-Gattung inne. *Asperula arcadiensis* hat ein enormes Archespor, das gegen 200 Embryosackmutterzellen einschliessen kann. Doch ist zu beachten, dass die Anzahl Archesporzellen in keiner Weise als charakteristisch für eine Art anzusehen ist, sondern dass bei einer Art grosse Variationen vorkommen können. So finden sich beispielsweise bei *Galium Mollugo*-Typen mit bedeutend geringerer Archesporzellenzahl als der oben angegebenen.

Das Aussehen der Embryosackmutterzellen ist nicht überall dasselbe. Die Zellen, die in der Mitte des Querschnitts und unmittelbar neben der Nuzelusepidermis liegen, sind langgestreckt und 3—6 mal so lang wie breit. Sie verschmälern sich nach beiden Enden hin, im Querschnitt haben sie meistens hexagonale Form. Die chalazaler gelegenen haben ein mehr variables Aussehen und sind in der Regel bedeutend kürzer. Die lateralen Zellen sind langgestreckt und äusserst dünn, im Querschnitt haben sie die Form eines in die Länge gezogenen Vierecks. Ihr Plasma ist auch dünner als das der zentraler gelegenen. Sie unterscheiden sich nicht sehr von den nach aussen davon liegenden vegetativen Zellen, die ungefähr dieselbe Form haben. Mehr peripher liegende Zellen im Soma nehmen, je weiter sie vom Archespor abliegen, um so mehr wieder ihre normale Gestalt an. Unter dem eigentlichen Archespor treten einige Zellen mit dichterem Plasma als dem der vegetativen Zellen auf. Die ersteren sind von LLOYD als ein Nährgewebe für die Makrosporen und die sich entwickelnden Embryosäcke betrachtet worden. Der Form nach sind die den Embryosackmutterzellen nächst liegenden Zellen langgestreckt, die übrigen aber mehr regelmässig polyedrisch. Das Plasma hat dasselbe Aussehen wie das der lateral gelegenen Embryosackmutterzellen. Dieses Gewebe hat wohl nicht die Funktion, wie LLOYD sie ihm zugeschrieben hat. Es sind Zellen, die ihrer Natur nach einen Übergang bilden zwischen Soma und generativem Gewebe. Ihr Plasma ist denselben Veränderungen unterworfen wie das der Embryosackmutterzellen (siehe unten). Sie treten oft in ein Synapsis-Stadium ein und können sowohl eine Reduktionsteilung erfahren wie auch Sporen bilden. Sie sind demnach als potentielle Archesporzellen, als ein akzessorisches Archespor zu betrachten. Dieses akzessorische Archespor ist dem Umfang nach bei verschiedenen Arten und bei verschiedenen Biotypen einer und derselben Art verschieden. Besonders wohlentwickelt ist es bei Typen mit vielzelligem Archespor (z. B. bei *Asperula arcadiensis*). Hier wird der Übergang zwischen Archespor, akzessorischem Archespor und Soma sehr fliessend.

Die systematische Bedeutung des mehrzelligen Archespors, sein Charakter als primitives oder abgeleitetes Gewebe ist des öfteren Gegenstand der Erörterung gewesen. Es liegt daher kaum Anlass vor, hier nochmals darauf einzugehen, vielmehr genügt es, auf SCHNARFs Handbuch und die zusammenfassende Darstellung bei EDMAN (1929) zu verweisen.

Die jungen zentralen Embryosackmutterzellen sind relativ kurz und haben granuläres Plasma. Wenn das Ovulum sich streckt, erfahren auch die Embryosackmutterzellen eine beträchtliche Streckung. Gleichzeitig wachsen ihre Kerne, ihr Plasma wird fibrillär. Noch eine beträchtliche Zeit, nachdem die Fasern aufzutreten begonnen haben, bleiben Granula bestehen. Die Fasern laufen wellenförmig in der Längsrichtung der Zellen. Das Gleiche gilt für die meisten Galieen, jedoch nicht für die Gattung *Crucianella*; schon LLOYD hat darauf hingewiesen. Im Laufe dieser Streckungsprozesse wachsen infolge der räumlichen Verhältnisse die Enden der Zellen aneinander vorbei — »gleitendes Wachstum» — und drehen sich auch teilweise umeinander. Hierdurch kommt ein recht schwer zu deutendes Bild zustande. Während dieses Prozesses, den ich auch bei *Putoria* (FAGERLIND 1936 b) und den schon LLOYD bei *Vaillantia hispida*, der von ihm am eingehendsten studierten Rubiacee, beobachtet hat, bleiben die Zellwände intakt und verändern sich nicht, wie LLOYD dies behauptet hat. Er schreibt von den Embryosackmutterzellen in diesem Stadium: »Their separating membranes become less and less distinct, untill they cannot be made out, and I believe them to be almost, if not entirely, absorbed.» Wie wir später sehen werden, begeht LLOYD an einer anderen Stelle denselben Fehler. Die Wände sind bei Benutzung starker Lichtgrünfärbung oder bei scharfer Abblendung deutlich wahrnembar. Besonders deutlich sichtbar sind sie, wenn man einmal eine plasmolysierte Zelle antrifft. Verursacht ist LLOYDs Irrtum dadurch, dass nach der Streckung die Embryosackmutterzellen dicht nebeneinander zu liegen kommen, mit den Plasmamassen dicht an die Zellwände gedrückt, so dass man den Eindruck erhält, als verschmölze das Ganze zu einem Synzytium.

Wenn die Embryosackmutterzellen ihre endgültige Länge erreicht haben, tritt die Reduktionsteilung ein. Zuerst erfolgt diese bei den zentralsten der Zellen, die der Epidermis anliegen, dann kommen nacheinander die mehr peripher und tiefer gelegenen an die Reihe. Gleichzeitig treten bei den meisten Typen Degenerationserscheinungen ein, bedingt vermutlich durch Druckverhältnisse, oft aber wohl auch durch die genetische Konstitution (siehe Teil II, Kap. IV). LLOYDs Auffassung, dass eine der mehr zentral gelegenen Embryosackmutterzellen die entwicklungsfähigen Sporen produziert, kann ich mich nicht völlig anschliessen. Bei gewissen Typen ist es zweifellos der Fall. Was *Galium Mollugo* betrifft, sind es jedoch bei den meisten von mir studierten Typen gerade die zentralst gelegenen Archesporzellen, die die stärkste Degeneration erfahren. Die Degeneration kann sowohl eine Embryosackmutterzelle eine Dyade wie auch eine Tetrade betreffen. In vielen Embryosackmutterzellen verläuft die Meiosis nicht normal. Dies beruht bei gewissen Typen auf genetisch bedingten Störungen, bei anderen Typen aber mit normaler Meiosis in Pollenmutterzellen und in den zentralen oder semizentralen Embryosackmutterzellen kann in ziemlich lateral gelegenen

Zellen die Meiosis schwach asyndetisch sein. In noch mehr peripher gelegenen Zellen ist die Asyndese noch stärker (Fig. 5 c—f), hier treten jedoch oft weitere Abnormitäten hinzu, die sich am besten durch die Annahme einer Zersprengung der Chromosomen deuten lassen. Diese Verhältnisse erfordern indessen weitere Studien.

Das grösste Interesse bieten indessen Kerne dar (Fig. 5 g—h, 6), die mit der potentiellen Archespornatur der somatischen Zellen, die das Archespor umgeben, in Zusammenhang stehen. Wie schon erwähnt, beginnen die zentralen Zellen des Archespors zuerst sich zu entwickeln, sodann folgen die mehr lateralen und tiefer gelegenen. Hiernach beginnen oft besonders bei Typen mit reichlichen Degenerationen im Archespor während der meiotischen Prozesse rein somatische Zellen, Teilungen durchzumachen, die nicht anders denn als eine gestörte Reduktionsteilung aufgefasst werden können. Fig. 6 a zeigt einen Zellenkomplex im Übergang zwischen Chalaza und Funikulus, bestehend aus einer Zelle in Diakinese und zwei in Synapsis. In Fig. 5 g sehen wir eine grosse Anzahl Zellen auf der Grenze zwischen Chalaza und Integument liegen. Zwei von den Zellen befinden sich in Diakinese, während die anderen in Synapsis begriffen sind. Zellen, die sich gleichartig verhalten, können so weit peripher liegen wie in der subepidermalen Schicht des Integuments oder des Funikulus. Wenn der Embryosack eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht hat und das sporogene Gewebe degeneriert ist, beginnen auch oft umliegende somatische Zellen Embryosackmutterzellennatur anzunehmen. Fig. 5 h zeigt einen solchen Fall mit drei Kernen in Diakinese, und Fig. 6 d zeigt einen Fall, wo kein Embryosack zur Entwicklung gekommen, demungeachtet aber das ganze Archesporgewebe degeneriert ist. In der Umgebung des degenerierten Archespors haben drei Zellen mit einer Reduktionsteilung begonnen. In diesem letzteren Fall ist die Syndese nicht so stark gestört, aber in den übrigen abgebildeten ist die Syndese vollständig aufgehoben. Dass es sich jedoch um eine modifizierte Reduktionsteilung handelt, geht aus der kontrahierten Gestalt der Chromosomen, aus dem Synapsisstadium und aus der bisweilen vorkommenden schwachen Syndese hervor. Wenn die Asyndese hochgradig ist, nehmen meistens die einfachen Chromosomen durch Spaltung längs der homotypen Längsfurche ein Aussehen an, das an das Geminiaussehen erinnert (Fig. 5 g—h). Bisweilen scheint sogar eine vollkommene Spaltung geschehen zu können, so dass bei einem tetraploiden *Galium Mollugo* 88 Chromosomen in einem diakineseähnlichen Kern auftreten (Fig. 6 c). Die mehr oder minder asyndetischen Kerne an der Peripherie des Archespors oder im Soma um das Arschespor herum machen dann in der Regel keine weiteren Teilungsstadien durch, sondern degenerieren. Doch kann offenbar eine Teilung zuweilen eintreten, die dann wohl als eine semiheterotype (ROSENBERG 1926—27) oder eine Äquationsteilung anzusehen ist. Im letzteren Falle läge dann eine Teilung vor, wie GUSTAFSSON sie bei *Taraxacum* beschrieb und als pseudohomotype Teilung bezeichnete, d. h. eine Äquationsteilung, während welcher die Chromosomen jedoch die meiotische Gestalt haben. In Fig. 6 b ist eine späte Anaphase wiedergegeben, wo offenbar in den beiden Polen eine Anzahl Chromosomen vorhanden ist, die der unreduzierten Zahl entspricht. Ob

Fig. 6. *Galium Mollugo.* a ein Zellenkomplex auf der Grenze zwischen Chalaza und Funikulus, die Zellen haben E. M. Z.-Natur angenommen, b extrem periphere Archesporzellen liefern reduzierte und unreduzierte Sporen, c somatische Zelle mit riesengrossem Kern in Diakinese (?), d somatische Zellen um das degenerierte Archespor herum nehmen E. M. Z.-Natur an, e Diakinese in einer peripheren Archesporzelle, f Archespor mit E. M. Z., in verschiedenen meiotischen Phasen, eine somatische Zelle im Integument hat E. M. Z.-Natur angenommen.

diese Zelle als eine periphere Archesporzelle oder als eine somatische zu betrachten ist, ist nicht leicht zu entscheiden. Eigentlich ist die Frage ja gegenstandslos, da die fliessende Grenze zwischen Archespor und Soma bereits nachgewiesen ist. Ob die unreduzierte Zahl durch eine von Restitutionskernbildung (ROSENBERG 1926—27) begleitete semiheterotype Teilung oder durch eine pseudohomotype Teilung entstanden ist, lässt sich auch nicht entscheiden. Wahrscheinlich ist es so, dass diese Tochterzellen sich zu unreduzierten Gametophyten ent-

wickeln können, da sowohl bei einer Kreuzung zwischen diploidem *Galium verum* als Mutter und tetraploidem *Galium verum* als auch bei einer solchen zwischen diploidem *Galium Mollugo* und dem tetraploiden Bastard *Galium Mollugo* × *verum* je eine tetraploide Pflanze entstanden ist. Die Entstehung dieser Tetraploiden lässt sich jedoch als durch andere Ursachen bedingt denken. Bildungen, die auf die Entstehung unreduzierter Makrosporen deuten, sind auch bei anderen Galieen angetroffen worden.

Es ist schon zuvor bekannt und auch oben gezeigt worden, dass die Grenze zwischen Soma und somatischem Gewebe im Makrosporangium der Angiospermen fliessend ist. Möglicherweise bei *Oxyria* und sicher bei *Atraphaxis* hat EDMAN (1929, 1931) nachgewiesen, dass Embryosäcke auf aposporem Wege aus Zellen in dem potentiellen Archespor entstehen. Wenn man es mit einem mehrzelligen Archespor zu tun hat, das peripher abklingt, muss man ja alle Übergänge zwischen Äquationsteilung und Reduktionsteilung erwarten können, es muss demnach Apomeiosis, die ja oft das Vorstadium zu aposporer Gametophytentwicklung darstellt, angetroffen werden können. Die Bildung unreduzierter Embryosäcke darf wohl bei *Eugalium* als festgestellt angesehen werden, ich glaube jedoch nicht, dass dieses anormale Verhalten jemals von parthenogenetischer Entwicklung begleitet ist. Zur Hervorrufung aposporer Embryosäcke dürften indessen weitere Faktoren erforderlich sein, die offenbar bei *Galium* fehlen.

Die Ursache der Entstehung von Zellen von wenigstens teilweise Embryosackmutterzellennatur weit weg im Soma ist natürlich ziemlich ungewiss. Zu beachten ist, dass diese Teilungen in der Regel erst eintreten, wenn ausgedehnte Degeneration in dem Archespor aufgetreten ist, und am reichlichsten und von dem höchsten Syndese-Grade, wenn das ganze Archespor degeneriert ist, ohne dass Embryosäcke zur Entwicklung gekommen sind. Der Gedanke an HABERLANDTs Nekrohormontheorie liegt da nahe. Die durch die Degeneration erzeugten Nekrohormone reizen benachbarte Zellen zur Teilung. Weshalb aber nehmen diese Teilungen eine Natur an, die an eine Meiosis erinnert? In den sporogenen Geweben sind die Mitosen in Meiosen übergegangen, vermutlich zufolge des biochemischen Zustandes in diesem Gewebe (Vgl. FUJI und ISHIKAWA (ISHIKAWA 1911)). Wenn wir uns die Meiosis als durch ein im Archespor abgesondertes Hormon bedingt denken, so bietet sich die Möglichkeit einer Erklärung. Die Konzentration dieses Hormons ist dann vielleicht schwächer an der Peripherie des Archespors und vermag dort nur eine modifizierte Meiosis auszulösen. Ist das Archespor aus irgendeinem Anlass degeneriert, so werden vielleicht grössere Mengen Hormon dem um das Archespor herum befindlichen somatischen Gewebe zugeführt, weshalb Teilungen von stärker oder schwächer meiotischer Natur eintreten können. ROSENBERG (1909) hat jedoch Teilungen, die an eine Meiosis erinnern, in Tapetenzellen bei *Drosera* gefunden. Die Teilungen waren durch Insektenstiche induziert. Ähnliche Teilungen habe ich bei einem diploiden *Galium Mollugo* (S. 294 und Fig. 26 j) gefunden. Hier war keinerlei Verletzung des Gewebes wahrzunehmen.

Nachdem die beiden Chromosomensätze während der Anaphase I sich voneinander getrennt haben, kommt es in der Spindel zur Bildung einer Wand

zwischen denselben. Wie oben erwähnt, bleibt die Wand zwischen den Embryosackmutterzellen intakt bestehen, so dass jede der beiden Dyadenzellen ganz von einer Zellwand umschlossen ist. Dasselbe gilt von den Zellen der Tetrade. LLOYD behauptete, dass die Sporen bei Galieen wenigstens in der Regel nackt seien: »This feature, to which only very occasional exceptions may be found, may be regarded — — —.» Wie aus diesem Zitat hervorgeht, hat LLOYD hier und da die Wände gesehen, ich bin jedoch davon überzeugt, dass sie bei allen Galieen, die dem *Galium*-Typus folgen, vorhanden sind. Die Wände können bei Anwendung der oben angedeuteten Technik deutlich wahrgenommen werden. LLOYDs Ansicht ist demnach inkorrekt. Nackte Megasporen oder Megasporen, die nicht durch Wände voneinander geschieden waren, bei Pflanzen, die in ihrer Embryosackentwicklung dem Normaltypus folgen, sind früher als normal oder als mehr oder weniger oft eintretende Abweichung vom Normalen beschrieben worden bei *Eichhornia* (SMITH 1898), *Avena* (CANNON 1900), *Cornus* (MORSE 1907, HÅKANSSON 1923), *Alisma* und *Echinodorus* (NITZSCHKE 1914), *Aralia* (DUCAMP 1901, 1902) und *Coffea* (V. FABER 1912). Eine Nachuntersuchung würde vielleicht zeigen, dass auch in einem Teil der soeben aufgezählten Fälle Wände vorhanden sind. Die Tetraden haben zumeist das für Makrosporentetraden normale Aussehen. Die zuunterst im Makrosporangium gelegenen Tetraden zeigen bisweilen eine abweichende Gestalt, sie haben dann die Form von sog. T-Tetraden, oder auch bilden die Kerne der Tetradenzellen die Ecken eines gedachten Rhombus. Diese Abweichungen sind vermutlich durch die Form der Mutterzelle und durch die Raumverhältnisse bedingt.

Die Entwicklung der Spore zum Embryosack.

Verschiedene Forscher haben nachgewiesen (vgl. SCHNARF 1929), dass in der Regel bei einzelligem Archespor die chalazale Spore keimt und einen Embryosack bildet, sowie dass dies nicht als Regel für das mehrzellige Archespor angesehen werden kann, sondern dass hierbei eher eine der obersten Sporen den Embryosack konstituieren. LLOYD war der Ansicht, dass der Embryosack wenigstens meistens von der obersten Spore einer zentral gelegenen Tetrade formiert würde. Indessen dürften die zentralen Embryosackmutterzellen selten das Sporenstadium erreichen, auch bilden die lateralst gelegenen nicht oft Sporen. Die Sporen, die danach keimen, stammen zumeist von semizentral gelegenen Archesporzellen her, die dann bei der Degeneration der zentraleren oft eine verhältnismässig zentrale Lage einnehmen.

Während der Reifeteilungen hat der Inhalt der Zellen der Nuzellarepidermis zu degenerieren begonnen, er wird nun von Hämatoxylin intensiv schwarz gefärbt, die Zellwände bleiben jedoch erhalten. Sie bleiben auch weiterhin bestehen und sind sogar wahrzunehmen, wenn Embryo- und Endosperm sich zu entwickeln begonnen haben. Die Nuzellarepidermis hat eine ausserordentlich grosse Bedeutung für die Orientierung während späterer Stadien der Entwicklung. Bei einigen anderen Galieen bleibt sie jedoch nicht erhalten. Dies ist z. B. der Fall bei den *Galium*-Sektionen *Cruciata* und *Aparine*. Ich bin überzeugt davon, dass diese Verhältnisse von systematischem Wert sind.

Nachdem die Sporen voll ausgebildet worden sind, tritt in denselben Vakuolenbildung ein, was ja das erste Zeichen davon ist, dass die Keimung begonnen hat. Die Sporenkeimung kann am besten bei einem Typ von tetraploidem *Galium lucidum* aus dem Botanischen Garten in Belgrad studiert werden. Ohne diesen Typ wäre es vermutlich nie möglich gewesen, die Einzelheiten bei der Keimung festzustellen. Dass die Sporenkeimung in ähnlicher Weise bei

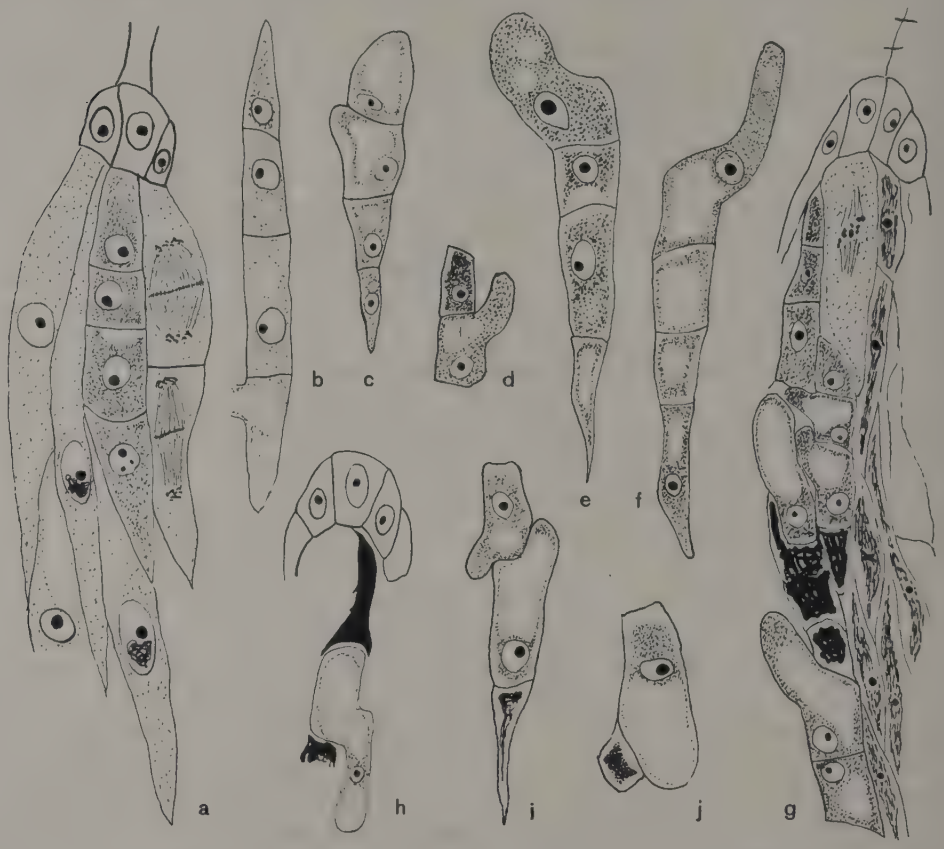


Fig. 7. *Galium lucidum*. Sporenentwicklung und Sporenkeimung, in den Figuren h—j kommen Sporen, die »rückwärtsgekeimt» haben, vor.

allen Galieen vor sich geht, die sich nach dem *Galium*-Schema entwickeln, davon bin ich überzeugt, da ich hier und da Stadien gesehen habe, die mit den Verhältnissen bei *Galium lucidum* übereinstimmen. Das obengenannte *Galium lucidum* ist auch ein dankbares Objekt zum Studium späterer embryologischer Phasen, der Embryosack ist ungewöhnlich plasmareich, weshalb man ihn seiner ganzen Ausdehnung nach durch das Ovulum hindurch verfolgen kann.

Vakuolen können bei den meisten studierten Biotypen in allen Sporen einer Tetrade sowie in verschiedenen Tetraden angehörigen Sporen gebildet werden (Fig. 7). In der Regel wird nur eine Vakuole in jeder Spore gebildet, doch kann die Vakuole in verschiedenen Sporen verschieden placiert sein. Zumeist liegt sie oberhalb, nicht selten aber auch unterhalb des Zellkerns. Die Vakuole

schwillt beträchtlich an, Kern und Plasma werden dann dicht an die Zellwand gepresst und füllen nun fast ganz das eine Ende der Zelle aus. Die Vakuole nimmt noch weiter an Umfang zu und bewirkt eine Ausbuchtung an einer »mikropylaren» Vakuolenbildung an dem »mikropylaren» Ende, bei »chalazaler» Vakuolenbildung an dem »chalazalen» Ende der Lateralwand der Spore. Diese Ausbuchtungen strecken sich in die Länge und bilden hiernach schlauchförmige Bildungen, Embryosackschläuche oder Makrosporenschläuche, wenn man so will (Fig. 7). Die gebildeten Schläuche strecken sich schräg nach oben und aussen, wachsen meistens durch das ganze Sporangium hindurch und bohren sich ein in die Fuge zwischen Nuzellarepidermis und Integument oder direkt hinein in das somatische Gewebe, das das Archespor umgibt. Die Nuzellarepidermis ist offenbar für die Schläuche undurchdringbar, in keinem Falle ist beobachtet worden, dass ein Schlauch sich durch sie hindurchgebohrt hätte. Nicht selten können die Schläuche einen ganz anderen Weg nehmen. Dies scheint vor allem für die Schläuche zu gelten, die an den »chalazalen» Enden der Sporen gebildet worden sind, die Schläuche wachsen dann nach der gerade entgegengesetzten Seite hin, hinab in die tieferen Schichten der Chalaza und hinab in den Funikulus. Nicht sämtliche Sporen, die vakuolisiert worden sind, dürften Schläuche liefern, sondern zuweilen dürften sie vorher degenerieren. Während die Embryosackschläuche rasch an Länge zunehmen, haben in ihrem Inneren einige Prozesse stattgefunden. Bis der Schlauch eine Länge erreicht hat, ist er von der oben erwähnten Vakuole ganz ausgefüllt. Nun fliesst etwas Plasma nach der Spitze des Schlauchs hin, die Vakuole erfährt eine Verschiebung in die alte Sporenpartie hinab (ev. hinauf), und gleichzeitig wird der Kern mehr und mehr in den Schlauch hinein verschoben (Fig. 7 f). Nachdem der Kern so während eines Stadiums neben der Vakuole gelegen hat, kommt er nun über (ev. unter) derselben zu liegen. Das Plasma an der Spitze des Schlauchs verdichtet sich hierauf beträchtlich. In diesem verdichteten Plasma bildet sich nun eine neue Vakuole (Fig. 7 f). In diesem Stadium hat der Schlauch noch nicht das somatische Gewebe erreicht. Wenn dies geschieht, ist die Apexvakuole und mit ihr die ganze Embryosackspitze angeschwollen. Hiernach dringen die jungen Embryosäcke in die Mikropyle (Fig. 8 a) ein, die sie später im grösseren Teil ihrer Länge ausfüllen.

Bei den meisten *Eugalium*-Typen, die ich studiert habe, kommen mehr als ein Embryosack zur Entwicklung. Ausnahmen finden sich indessen, und zu diesen gehört der diploide Typ von *Galium Mollugo*, der im Bergianischen Garten in Stockholm kultiviert vorkommt. Hier entwickelt sich nur ein Embryosack, und zwar in der Regel von der unteren Spore einer Tetrade aus. Der Makrosporenschlauch hat dann das ganze Sporangium zu durchwachsen, bis er sich zur Mikropylenbasis hinschlängeln kann (Fig. 9 a). Bei den Mitgliedern der *Aparine*-Sektion keimen eine sehr grosse Anzahl Sporen zu Schläuchen (Fig. 8 e—f), wobei die Höchstleistung *Galium Monachinii* aufweist. Die Schläuche wachsen hier direkt in die Mikropyle hinein, da hier keine Nuzellarepidermis mehr vorhanden ist. Die Sporen weisen dann in der Regel keine lateralen Keimschläuche auf, sondern strecken sich nur in ihrer Längsrichtung. Indessen degenerieren

Fig. 8. *Galium Mollugo* (a—d), *G. Vaillantii* (e) und *G. aparine* (f). a zwei E. S. im 1-Kernstadium strecken sich in den Mikropylarkanal hinauf, b junge E.S. konkurrieren um den Raum in der Mikropyle, c mehrere E. S., einer hat eine abnorm hohe Anzahl von Kernen, d reifer E. S., e Sporenkeimung und junge E. S., f junge E. S. im 1- oder 2-Kernstadium.

die meisten jungen Embryosäcke dieser Art im Einkernstadium, mehr als ein reifer Embryosack wird bei der *Aparine*-Sektion angehörigen Pflanzen nur sehr selten angetroffen.

Die soeben beschriebene Sporenkeimung hat bisher wenig Beachtung gefunden. Indessen veröffentlichte HEILBORN (1931 b) eine Abhandlung über die Embryologie bei *Siparuna*. Hier erfolgte die Sporenkeimung auf eine ähnliche Weise, die Schläuche aber wurden terminal an den Chalazaenden der Sporen gebildet. Der Schlauch bildete so eine direkte Fortsetzung der Spore, nicht ein anhangähnliches Organ wie bei *Eugalium*. Indessen ist dieser Unterschied wohl unwesentlich, da terminale sowohl am Chalazaende wie am mikropylaren Ende gebildete Schläuche bisweilen bei Galieen vorkommen, besonders an den äusseren Sporen der Tetraden und speziell bei Typen, wo die Nuzellarepidermis frühzeitig völlig abgebaut worden ist. Noch mehr an den Fall bei den Galieen erinnern die Verhältnisse bei gewissen Crassulaceen (MAURITZON 1933), bei gewissen *Oenothera* und bei *Laurus nobilis* (BAMBACIONI-MEZZETTI 1935). Bei den Crassulaceen *Rosularia pallida* und *Sedum sempervivoides* keimen die Sporen durch laterale Schläuche. Die Kerne wandern jedoch nicht hinab in die Schläuche, sondern teilen sich zuerst. Der eine Tochterkern wandert dann hinein in den Schlauch, so dass der zweikernige Embryosack einen Kern in der alten Sporenpartie und einen ganz oben im Schlauch aufweist. MAURITZON beschrieb die Erscheinung bei den Crassulaceen als Makrosporenhaustorien. Zwar scheint die Spitze des Schlauches in einem späteren Stadium als Haustorium für den Embryosack zu dienen, trotzdem aber halte ich die Bezeichnung Makrosporenhaustorium kaum für gelungen, sondern glaube, dass hier eine spezifische Sporenkeimung vorliegt. Bei *Oenothera* ist dieselbe Erscheinung zu beobachten, nämlich bei denjenigen Formen, die durch den sog. RENNER-Effekt gekennzeichnet sind. Dieser besteht in einer Konkurrenzwirkung zwischen Gonen mit verschiedener genotyper Konstitution. Bei diesen Typen degenerieren demnach nicht, wie bei anderen *Oenothera*, die drei unteren Makrosporen, sondern sämtliche Sporen zeigen Keimtendenz, wobei die Sporen mehr oder weniger laterale Schläuche entwickeln, die sich aneinander vorbeischlängeln. Bei *Laurus nobilis* können auch mehrere Sporen in einer Tetrade keimen, sie entsenden dann laterale Schläuche. Aus diesen Fällen scheint hervorzugehen, dass Sporenkeimung, verbunden mit Auswachsen von Makrosporenschläuchen, in Zusammenhang steht mit der Anzahl keimender Sporen und mit starker Embryosackstreckung. Es liegt ja offen zutage, dass, wenn die Spore bei ihrem Keimen eine wesentliche Volumenzunahme erfährt, und gleichzeitig mehrere Sporen vital sind und keimen, die Spore diese Volumenzunahme nicht lediglich dadurch erreichen kann, dass sie an Dicke und an Länge zunimmt, sondern die Entwicklung der Makrosporenschläuche ist hierzu notwendig. Der Unterschied zwischen einerseits Galieen vom *Eugalium*-Typus, vom *Aparine*-Typus, *Siparuna, Rosularia pallida, Sedum sempervivoides, Oenothera*-Formen mit RENNER-Effekt, und *Laurus nobilis* und andererseits den zahlreichen Gattungen vor allem unter den Sympetalen, wo der Embryosack sich in die Mikropyle hinein erstreckt, nachdem er die Reste des Nuzellusgewebes verdrängt hat, ist ja eigentlich wenig ausgeprägt und oft mehr

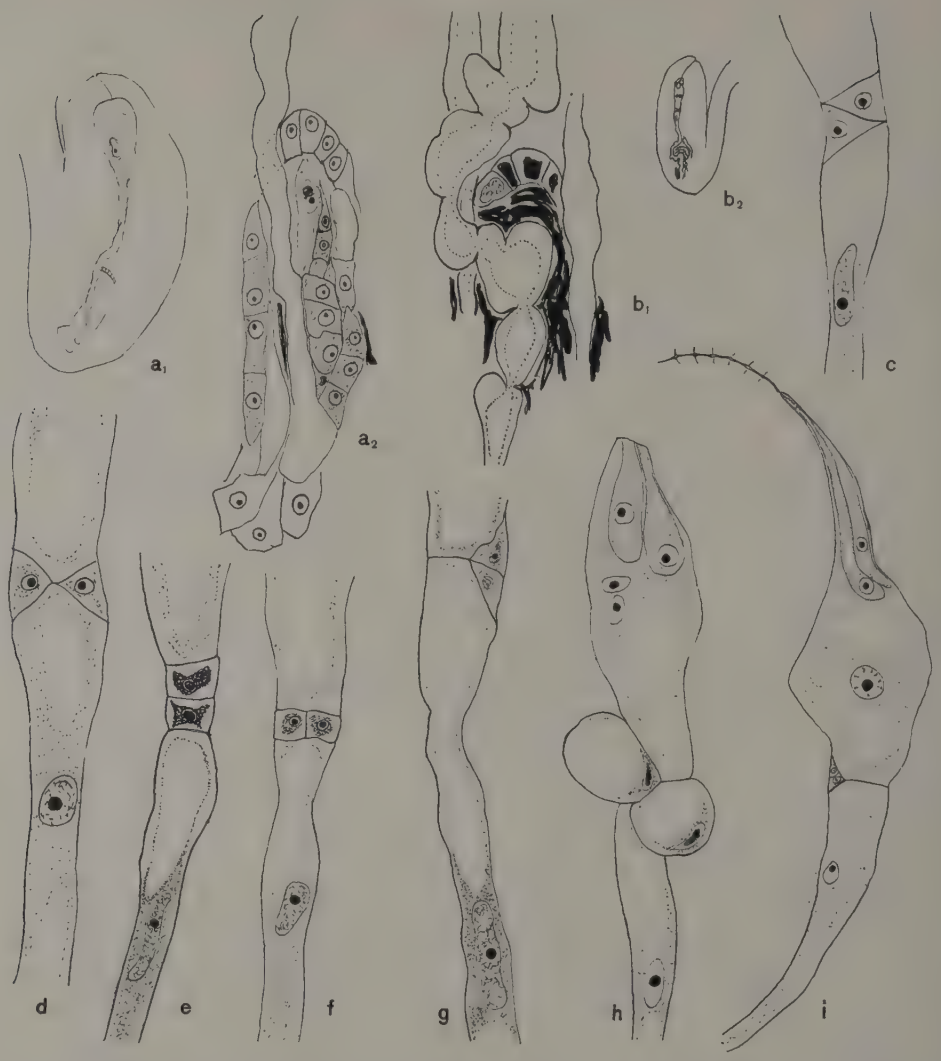


Fig. 9. Makrosporangium und E. S. im 1-Kernstadium bei *Galium 2-Mollugo*, b der Verlauf des reifen E. S. in der Umgebung der Nuzellarepidermis bei *Galium 6-Mollugo*, c—g die Organisation des Antipodialapparates bei *Galium Mollugo*, h E. S. bei *Mericarpaea vaillantoides*, i E. S. bei *Rubia tinctorum*.

quantitativ als qualitativ. In diesen letzteren Fällen ist ja der Keimschlauch nur kürzer und breiter, weshalb er sich von der Spore im übrigen nicht scharf absetzt. Die Ähnlichkeit zwischen der Keimungsweise bei der Mikro- und der Makrospore ist also augenfällig. Mit Rücksicht auf MAURITZONS Ansicht betreffs der Makrosporenhaustorien ist es von Interesse, dass Gründe für die Annahme vorliegen, dass der Pollenschlauch ursprünglich als ein Haustorium enstanden ist, aber erst später im Laufe der Phylogenie die Aufgabe erhalten hat, die männlichen Kerne zu den weiblichen Gametophyten hinzutransportieren.

Die weitere Entwicklung der Embryosäcke.

Bei dem Vordringen der Keimungsschläuche von der Spore zum Soma hin, das von LLOYD nicht beobachtet worden ist, sind vielleicht ausser den Druckverhältnissen auch chemotaktische Erscheinungen von Bedeutung; die Schläuche suchen ja stets, und wie es scheint auf dem nächsten Wege, das Soma zu erreichen. Von dem Stadium an, wo sie das Soma erreicht haben, dürften die Druckverhältnisse die hauptsächliche, möglicherweise die allein entscheidende Rolle für das weitere Vordringen der Embryosackschläuche spielen. Bisweilen, wenn ein anderer Embryosack den Platz bereits eingenommen oder wenn der Schlauch sich weit von der Nuzellarepidermis ab in das Soma eingebohrt hat, wächst der Embryosack erst später, wenn die Druckverhältnisse es zulassen, in die Mikropyle hinein. Fälle sind angetroffen worden, wo ein Embryosack, der sich in der Mikropyle befunden hatte, von einem davorliegenden wiederum in das Integumentgewebe hineingepresst worden war (Fig. 10 a). Ich habe auch Fälle gesehen, wo ein solcher zur Seite geschobener Embryosack, nachdem er eine Strecke im Integumentgewebe verlaufen, wieder zur Mikropyle zurückgekehrt ist (Fig. 8 d, 10 b). Wenn beim Keimen einer tief gelegenen Spore der Schlauch sich tief in das Soma eingebohrt oder oft, wenn eine Spore mittels Schlauches am »chalazalen» Ende gekeimt hat, findet der junge Embryosack nicht den Weg zur Mikropyle, sondern wächst weiter in das Integument oder die Chalaza hinein oder seltener in den Funikulus hinab. Die jungen Embryosäcke können dann die Peripherie des Ovulums erreichen, dessen Epidermis durchbrechen und ausserhalb des Ovulums weiterwachsen (Fig. 10—12). Die Druckdifferenzen sind da zu klein gewesen, oder ein in der Gegend der Nuzellarepidermis gelegener Embryosack entwickelt da einen Druck, der die tiefer gelegenen Schläuche daran hindert, den normalen Weg einzuschlagen. Stösst der durch die Gewebe vordringende junge Embryosack auf ein Hindernis, so schwillt seine Spitze beträchtlich an, und das Vordringen kann nicht eher fortgesetzt werden, als bis der Druck in der Spitze durch Materialanhäufung einen dem Hindernis entsprechenden Wert erreicht hat. Wenn dies geschehen ist, wächst der Embryosack weiter zwischen denjenigen Zellen, die den geringsten Widerstand bieten. Hierbei sinkt wohl wieder der Druck in der Spitze, die Folge ist, dass die Spitze zusammengedrängt wird und eine neue Unterbrechung im Vordringen derselben eintritt. Ein erneutes Vordringen setzt nun eine neue Materialanhäufung und dadurch bedingte Druckzunahme voraus. Vielleicht spielt bei diesen Prozessen nicht nur der Druck eine Rolle, sondern möglich ist auch, dass der Embryosack ein Hormon absondert, das den Zusammenhang zwischen den Zellen zu lösen vermag. Es würde da gleichzeitig mit der inneren Druckzunahme die Grösse des Hindernisses vermindert werden. Infolge dieser Prozesse beschreibt die Embryosackspitze eine äusserst komplizierte geschlängelte Bahn, die in älteren Stadien durch ein Studium der Form des Embryosacks beobachtet werden kann. In Stadien, wo dies angängig ist, werden die kritischen Punkte durch eine Reihe Anschwellungen und Einschnürungen markiert (Fig. 8 d, 9 b). Diese Unregelmässigkeiten zeigen auch, dass nicht immer die Embryosackspitze ihr Vordringen fortsetzt, sondern dass

Fig. 10. Abnorm gelegene E. S. bei *Galium Mollugo* (a—b *6-Mollugo*, c—e *4-Mollugo*). a Ein E. S. in der Mikropyle bohrt sich in das Integumentgewebe hinein, b Ein in der Integumentgewebe eine Strecke weit verlaufender E. S. hat sich in die Mikropyle hinausgedrängt, c E. S. in der Chalaza, d E. S. im Funikulus, e E. S. im Integumentgewebe.

zuweilen an der lateralen Seite des Schlauches nicht weit von der Spitze ein neuer Schlauch auswachsen kann. Dies erinnert an die Bildung der Lateralschläuche bei der Sporenkeimung und macht es wahrscheinlich, dass diese wirklich durch Raum- und Druckverhältnisse bedingt sind. Die unregelmässigen

Bilder, die man an den kritischen Punkten erhält, bewirken, dass die Embryosäcke auf gewissen Strecken an die Bildung erinnern, welche entstehen, wenn Kristalle gewisser Metallsalze in eine Wasserglaslösung gegossen werden. In diesem letzteren Falle sind ja die Wandspannung und der höhere innere osmotische Druck Antagonisten. Die Übereinstimmung zwischen diesem Versuch und dem Vordringen des Embryosacks durch die Gewebe ist ja offensichtlich.

Wenn der einkernige Embryosack vorwärtswächst, liegt sein Kern in einer Plasmaanhäufung, die von der Sackspitze durch die oben erwähnte Vakuole geschieden ist, welche jedoch nun beträchtlich an Ausdehnung zugenommen hat. Vermutlich sind es Druckvariationen in dieser Vakuole, durch die der für das weitere Vordringen des Embryosacks erforderliche Druck erzielt wird. Dies ist die Ursache davon, dass oft im Einkernstadium, wie eben LLOYD bemerkt hat, als normale Erscheinung bei *Vaillantia hispida*, aber auch bei anderen Galieen, »the whole megaspore (= einkerniger Embryosack), is, roughly speaking, hour-glass-shaped, and its nucleus lies at the constriction».

Wenn der normal placierte Embryosack nahezu seine endgültige Länge erreicht hat, teilt sich der Kern, und die Teilungsprodukte wandern nach verschiedenen Seiten hin. Das eine wandert an der Apexvakuole vorbei nach oben, das andere vielleicht etwas nach unten hin, doch kommt es nie der Nuzellarepidermis nahe. Durch zwei weitere Teilungen kommt der 8-kernige Embryosack zustande, der sich dann in gewöhnlicher Weise organisiert. Wie die Organisation der Antipode geschieht, habe ich nicht verfolgen können. Das Resultat ist jedoch eine sehr lange Antipode unten, der Kern derselben ist offenbar nach der letzten Teilung abwärts gewandert. Die zwei oberen Antipoden sind bedeutend kleiner. LLOYD hat die Organisation des Antipodialapparats bei *Vaillantia hispida* folgendermassen beschrieben: »Of the three, one enlarges considerably and migrates backwards, towards the chalazal region. Its proper cytoplasm becomes cut off by a transverse wall from the upper part of the embryosac. The other two antipodal cells surround themselves by walles, and take ultimately position.»

Das Aussehen des fertigorganisierten, normal placierten Embryosacks ist bei Galieen, die dem *Galium*-Typus folgen, wenig variabel. Die Variationen betreffen die Krümmung des Embryosacks, die in der Regel von der der Mikropyle abhängig ist, den Eiapparat sowie den Antipodialapparat. *Galium tinctorum* (LLOYD), *G. trifidum*, die Sektion *Cruciata* und die Gattung *Rubia* haben stark gekrümmte Embryosäcke. Die Zellen des Eiapparats bei *Rubia tinctorum* (Fig. 9 i) sind abnorm lang und verschieden von den Zellen der Eiapparate bei allen anderen Galieen. Die Antipoden weisen einige Variationen auf. Immer ist die untere Antipode kräftig entwickelt, sie nimmt in der Regel mindestens die halbe Länge des ganzen Embryosacks ein und enthält oft einen langgestreckten Kern (vgl. LLOYDs Figuren und meine auf Fig. 9 c—g). Oberhalb des Kerns findet sich eine Vakuole und unterhalb desselben meistens (ausgenommen bei *G. lucidum*) eine weitere lange Vakuole, die sich bis in das alte Sporangiumgebiet hineinerstreckt. Die zwei übrigen Antipoden sind mit Ausnahme weniger Fälle schlecht entwickelt. Sie sind garnicht oder schwach vakuolisiert. Besonders kleine obere

Antipoden finden sich bei *Vaillantia* (LLOYD Taf. II) und bei *Rubia* (LLOYD Taf. X, meine Fig. 9 i). Für *Galium* bemerkt LLOYD, dass die zwei oberen Antipoden verschieden placiert sein können, und er misst diesem Umstand systematische Bedeutung bei. »They may be placed tandem fashion as in *G. triflorum* (fig. 7) and *G. Mollugo* (fig. 11), or the two small antipodes may lie in the same transverse plane as occurs in *G. aparine* (fig. 8) and *G. Parisiense* (fig. 12) and some others. A modification of this latter mode off arrangement is to be found in *G. tinctorum* (fig. 10) in which plant these cells become rounded (LLOYD hat offenbar die Zellwände nicht gesehen) and are placed obliquely with referens to the longitudinal axis of the embryo-sac.» Schneidet man ein hinreichend grosses Material, so findet man alle diese Antipodentypen und ausserdem noch zwei (oder noch mehr?), sogar in demselben Individium. Fig. 9 c—g zeigen, welche verschiedenen Stellungen die Antipoden bei *Galium Mollugo* einnehmen können. Der in Fig. 9 c dargestellte Typus ist der unvergleichlich gewöhnlichste, die Typen in Fig. 9 d und 9 g sind die seltensten. AFZELIUS (1924) wies auf die gleichartige, durch konvergente Entwicklung entstandene Antipode bei *Galium* und gewissen *Senecio*-Arten hin. Bei *Senecio* wurden gleichartige Variationen angetroffen, aber zum Unterschied von dem, was LLOYD für die Galieen angab, bei ein und derselben Art. Wir sehen also, dass in Wirklichkeit die Übereinstimmung noch grösser ist. Die Placierung der Antipoden scheint demnach bei den Galieen systematischer Bedeutung zu ermangeln. Ein weiterer Beweis dafür, dass man grosse Vorsicht beobachten muss, wenn es gilt, embryologische Merkmale für Zwecke der Systematisierung zu verwenden.

Ein anderer Antipodentyp tritt auf bei *Asperula setosa, Mericarpaea vaillantoides* und *A. molluginoides*. Bei allen diesen sind die beiden oberen Antipoden angeschwollen, fast ganz von einer Vakuole ausgefüllt. Am wenigsten kräftig ausgebildet sind sie bei *A. molluginoides,* stärker bei *Mericarpaea* (Fig. 9 h) und am stärksten bei *A. setosa* (LLOYD Taf. VIII, Fig. 3).

LLOYD beschrieb die untere Antipode als ein Antipodenhaustorium. Er schildert, wie diese Zelle am unteren Ende anschwoll und wie sie sich abwärts streckte. Diese Anschwellung und Abwärtsstreckung habe ich nie beobachtet. LLOYDs Angabe über die Abwärtsstreckung dürfte seiner Ansicht zuzuschreiben sein, dass meistens eine mikropylar gelegene Spore den Embryosack bilde; wenn er dann einen reifen Embryosack sich bis zum chalazalen Ende der »Archesporregion» erstrecken sah, konnte er ja keinen anderen Schluss ziehen. Indessen wird ja mindestens ebenso oft der Embryosack aus anderen Sporen gebildet. Eine Rückwärtsstreckung dürfte demnach nicht stattfinden, weshalb die Bezeichnung Antipodenhaustorium kaum zutrifft. Allerdings hat wohl die Zelle eine Bedeutung für den Nahrungstransport. Eine solche haben vielleicht die meisten vitalen Antipoden, ohne dass man sie deshalb als Haustorien bezeichnet. SCHNARF (1929) meint, dass man die Bezeichnung Haustorium für eine Zelle oder eine differenzierte Partie einer Zelle reservieren muss, die sekundär ausgewachsen ist und danach als Nahrungstransporteur fungiert. Somit würden nicht die untere Antipode, wohl aber die blasenförmigen oberen Antipoden, die bei

Mericarpaea und den oben erwähnten beiden *Asperula*-Arten vorkommen, die Benennung Antipodenhaustorium verdienen.

LLOYD hat gezeigt, dass während der weiteren Entwicklung der Antipodialapparat bei *Vaillantia* bestehen bleibt, bis Zellwände im Endosperm aufzutreten beginnen. Dies gilt jedoch nicht für alle Galieen. Bei *Crucianella* kommt es frühzeitig zur Degeneration, worauf bereits LLOYD hingewiesen hat (siehe unten), bei den meisten anderen Stellaten tritt sie später ein. Unter den *Eugalium*-Arten bleiben die Antipoden am längsten bei *G. lucidum* erhalten, unter Galieen am allerlängsten bei *G. aparine*. Sie können, obwohl ihr Plasma auf Degeneration deutet, noch beobachtet werden, wenn Endosperm und Embryo bereits weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind (Fig. 15 a—b).

Frequenz und Lage der Embryosäcke im Ovulum.

Was die Variation der embryologischen Verhältnisse bei den Galieen betrifft, so muss man sagen, dass sie ziemlich einförmig sind. Variationen sind vorhanden, aber, wie wir bereits gesehen haben, mehr betreffs verschiedener Typen derselben Art als betreffs verschiedener Arten. Das Auffälligste ist vielleicht die Anzahl entwickelter Embryosäcke. Dies dürfte teils zurückzuführen sein auf genetisch bedingte Makrosporenfertilität, teils auf die Wirkung der Konkurrenz zwischen jungen Embryosäcken. Bei dem diploiden *Galium Mollugo* aus dem Bergianischen Garten finden wir überall nur einen entwickelten Embryosack. Von tetraploiden Individuen von *Galium Mollugo* ist ein nicht unbedeutendes Material untersucht worden. Ein auf der Anhöhe Observatoriekullen in Stockholm wachsender Typ hatte in der Regel nur einen Embryosack in jeder Samenanlage. Von 28 untersuchten vollentwickelten Samenanlagen enthielten 23 nur je einen Embryosack, von den übrigen fünf hatten zwei ausgebildete Säcke, zwei einen vollausgebildeten und einen von degenerativem Aussehen und im Einkernstadium stehenden und eine nur einen degenerierten Sack. Andere Typen von Grödinge, Värtan, Hersbyholm, Skeppsholmen und aus dem Bergianischen Garten waren dadurch gekennzeichnet, dass ein grösserer Teil der Samenanlagen mehrere, oft eine bedeutende Anzahl Embryosäcke enthielt. Hierbei waren einige Säcke (infolge von Druckverhältnissen und Nahrungskonkurrenz?) beträchtlich deformiert. Sie nahmen oft äusserst abnorme Lagen im Ovulum ein.

Fig. 11 d zeigt so den Inhalt einer Samenanlage bei dem Hersbyholmer Biotypus. Die Mikropyle enthält fünf mehr oder weniger normal ausgebildete Embryosäcke, von denen zwei die Lage erreicht haben, die bei dem fraglichen Biotypus charakteristisch ist, während die übrigen höher hinauf in der Mikropyle organisiert sind. Diese Samenanlage enthält einen Embryosack, der in das Integumentgewebe eingedrungen ist; vielleicht stammt er von einer »rückwärtsgekeimten» Spore.

Fig. 11 c_1 und 11 c_2 zeigt einen anderen Fall bei dem Hersbyholmer Biotypus. Hier liegen zwei Embryosäcke von degenerativem Aussehen in der Mikropyle, ein organisierter am Übergang zwischen Chalaza und Funikulus und ein weiterer Sack ganz unten im Funikulus hinter den vordringenden Gefässen. Der im Funikulus liegende ist 8-kernig, noch nicht organisiert und völlig vital erscheinend.

LLOYD hat ähnliche Fälle bei *Asperula montana* beschrieben (welche *Asperula* er meint, ist unmöglich zu entscheiden, da er keinen Autor angibt; mehrere *Asperula*-Arten sind mit diesem Namen begabt worden). LLOYD meint, dass die Druckverhältnisse den Embryosack in eine falsche Bahn gezwungen haben. EDMAN (1929) vermutet, dass die Embryosäcke in Chalaza und Funikulus bei *A. montana* aposporen Ursprungs seien, eine Auffassung, die ja recht naheliegt.

Fig. 11. *Galium Mollugo*. a—e überzählige abnorm gelegene E. S., Fig. e zeigt einen mit Endosperm gefüllten E. S. im Funikulus nahe dessen Basis, f abnorme Entwicklung des Integuments und der Mikropyle.

Indessen trifft die Vermutung nicht zu. Untersucht man genau Schnitt für Schnitt, so kann man meistens den Embryosack, wie abnorm er auch liegen mag, bis zu dem alten »Sporangiumgebiet» hin in Form eines dünnen Schlauches verfolgen. Diese basal, lateral oder funikular gelegenen Embryosäcke haben sich aus Sporen entwickelt, deren Keimschläuche in das somatische Gewebe gedrängt worden sind und demnach nicht den Weg zur Mikropyle gefunden haben. Als Beweis dafür, dass abnorm gelegene Embryosäcke aus »rückwärtskeimenden» Sporen entstanden sind, kann Fig. 12 a dienen. Die Figur zeigt einen Nuzellus bei *Galium lucidum*, wo unter anderem zwei wahrscheinlich aus derselben Tetrade

entwickelte Embryosäcke nach verschiedenen Seiten hin gewachsen sind; ihre grösseren Antipoden sind nur durch eine einfache Zellwand voneinander getrennt.

Fig. 10 e stammt von dem tetraploiden Grödinger Biotypus her. Vier Embryosäcke sind vorhanden, von denen einer sich in das Integumentgewebe gebohrt hat; sein geschlängelter Verlauf zeugt von der Schwierigkeit, die er gehabt hat, sich einen Weg zu bahnen. Bei diesem Biotypus, der in der Regel 3—5 Embryosäcke hat, ist es gewöhnlich, dass nebeneinander liegende Säcke intim ineinander verknäuelt werden. Bisweilen erhält man den Eindruck, dass die Wandungen sogar verschwinden, und dass sie zu einer einzigen Blase verschmelzen. Dies ist auch bei anderen Biotypen sowohl betreffs mikropylar wie funikular gelegener Embryosäcke beobachtet worden.

Der Skeppsholmer Biotypus von tetraploidem *Galium Mollugo* zeigt die grösste Anzahl Embryosäcke in einer Samenanlage, und hier sind auch »rückwärtsgewachsene» Säcke am gewöhnlichsten. Den Rekord hält hier eine Samenanlage, die wenigstens 15 Embryosäcke enthält. Die Figuren auf Fig. 10 c—d zeigen deutlich den Zusammenhang zwischen abnorm placierten Embryosäcken und dem »Sporangiumgebiet». Fig. 12 b illustriert einen in das Soma hineinwachsenden Embryosack im Vierkernstadium. Die Prophasekerne zeigen, dass der Sack reduziert ist. In der Chalaza gelegene Embryosäcke bei diesem Biotypus sind oft spiralig gedreht, wodurch der Sack wieder in das »Sporangiumgebiet» hineinragt. In der Regel erreicht bei den Eugalien der normal placierte Embryosack nicht die Mündung der Mikropyle. Ausnahmen kommen jedoch vor. Der Skeppsholmer Biotypus bildet eben eine solche. Eine nicht gerade ungewöhnliche Abnormität bei diesem Biotypus ist ein verschieden kräftiges Wachstum verschiedener Sektionen des Integuments. Hierdurch wird die Mikropyle gekrümmt und verkürzt. Eben in solchen Samenanlagen erreicht die Embryosackspitze oft die Mündung der Mikropyle, so dass der Eiapparat »nackt» liegt (Fig. 11 b, f). Auch bei normaler Integumentbildung erfolgt oft ein Herauswachsen des Embryosacks, und zwar meistens, wenn noch ein Sack oder mehrere Säcke hinten in der Mikropyle liegen. Üben diese letzteren einen Druck auf den davorliegenden aus? Zuweilen verlassen in solchen Fällen sogar grosse Teile des Embryosacks die Mikropyle.

Bei *Asperula montana* beschrieb LLOYD ein recht eigentümliches Aussehen des Eiapparats in Embryosäcken, die sich ein Stück ausserhalb der Mündung der Mikropyle erstreckten. Die Zellen des Eiapparats wurden da bedeutend verlängert und in den Teil des Embryosacks, der in der Mikropyle lag, hineingebogen. Auf diese Weise erfolgte die Entwicklung des Embryos im Innern der Mikropyle. Ähnliche Erscheinungen sind bei den von mir untersuchten Galieen nicht beobachtet worden.

Bei *Putoria* (FAGERLIND 1936 b) gestaltete sich die Organisation in Embryosäcken, die nicht weit hinauf in die Mikropyle gelangt waren, abnorm. Diese Abnormitäten waren: abnorme Lage des Eiapparats, geringere Anzahl Antipodenzellen, überzählige »Eier», überzählige Polkerne. Derartige Abweichungen sind bei den Galieen nicht beobachtet worden und nur einmahl sind überzählige Kernen beobachtet worden (Fig. 8 c).

Fig. 12. Überzählige abnorm gelegene E. S. bei *Galium Mollugo* (b), *G. lucidum* (a, c—d) und *G. incurvum* (e). Figur a zeigt, dass zwei einander terminal berührende Sporen in ganz entgegengesetzte Richtungen ausgewachsen sind (die Antipodialapparate stehen miteinander in terminalem Kontakt).

Bei den Eugalien, die *Mollugo* am nächsten stehen, *Schultesii* und *laevigatum*, werden in der Regel mehr als ein Embryosack in jedem Ovulum ausgebildet. Auch abnorm placierte Embryosäcke kommen vor. *Galium lucidum* (Fig. 12 a, c—d) und *G. incurvum* sind Eugalien, die durch eine oft hohe Embryosackanzahl gekennzeichnet sind. Besonders *G. incurvum* (Fig. 12 e) bildet viele Säcke aus, die Anzahl 7—8 ist gewöhnlich, oft finden sich bedeutend mehr, die die abnormsten Lagen einnehmen und die eigentümlichsten Formen aufweisen. Ich vermute, dass bei den meisten *Galieae*-Typen mit verschiedener Anzahl Embryosäcke angetroffen werden können.

Bei der Organisation der Embryosäcke wird der Antipodialapparat stets an dem Ende des Embryosacks gebildet, der der Archesporregion am nächsten liegt. Der Eiapparat wird dagegen an dem der Peripherie des Ovulums zugekehrten Ende angelegt, ob nun der Embryosack von der Archesporregion aus sich nach der Mikropylenmündung hin oder hinab in den Funikulus oder nach einem Punkt der Peripherie des Ovulums hin erstreckt. Dies wurde bereits von LLOYD für *Asperula montana* nachgewiesen. Gleicher Art sind die Verhältnisse bei *Atraphaxis frutescens* (EDMAN 1931). Die hier erwähnten Verhältnisse bezeichnen natürlich etwas ganz anderes, als wenn — worüber nicht wenige Angaben vorliegen — Embryosäcke mit umgekehrter Polarität vorkommen (vgl. die Zusammenstellung bei DAHLGREN 1927 c).

Obwohl die Embryosackanzahl oft gross ist, dürfte doch in der Regel nur einer befruchtet werden und sich weiterentwickeln. Bei der Keimung von Samen sowohl von *Galium*- wie von *Asperula*-Arten hat es sich gezeigt, dass vereinzelte Male zwei Keime erhalten werden. Dies ist vermutlich dadurch bedingt, dass zwei Säcke Embryonen entwickelt haben. Diejenigen Embryosäcke, die abnorme Bahnen eingeschlagen haben, dürften in der Regel nicht befruchtet werden; eine Befruchtung kann jedoch erfolgen, wie in Fig. 11 c, ersichtlich ist, wo ausser einem normal placierten Endosperm mit Embryo auch ein Endosperm weit unten im Funikulus angetroffen wird.

B. Der *Crucianella*-Typus.

LLOYD studierte drei Vertreter der Gattung *Crucianella,* nämlich *gilanica, macrostachya* und *herbacea*. Diese weisen einige Eigentümlichkeiten auf, die von nicht geringem Interesse sind, wenn man an die nahe Verwandtschaft zwischen *Crucianella* und den übrigen Galieen denkt, schreibt LLOYD. Hierin muss man ihm recht geben, die Sache liegt aber nicht so, wie LLOYD sie beschrieben hat.

Da die von LLOYD bei *Crucianella* beschriebene Embryosackentwicklung immer wieder in Handbüchern und referierenden Arbeiten (COULTER & CHAMBERLAIN 1912, SCHÜRHOFF 1926, SCHNARF 1929, PALM 1915) zitiert worden ist, ist eine genaue Beschreibung der richtigen Verläufe vonnöten.

Aus mehreren Gründen erscheint es mir zweckmässig, zunächst in Kürze über LLOYDs Auffassung zu berichten.

Nach LLOYD besteht das Archespor aus 12—15 Zellen, deren jede Tetradenteilung durchmacht, was in Zellen mit vier, nur durch Vakuolen geschiedenen Zellkernen resultiert. Jeder der Kerne wird mit einer Megaspore homologisiert. Die Megasporenkerne werden synchron geteilt. Vom vergleichend embryologischen Gesichtspunkt aus können wir diese Teilung als die erste Embryosackteilung betrachten. Es gehen demnach aus jeder Embryosackmutterzelle vier zweikernige Embryosäcke hervor, die durch Vakuolen voneinander getrennt sind. Ein Ovulum kann ein ganzes Dutzend solcher junger Embryosäcke enthalten. Zwei oder drei Embryosäcke, die der Mikropyle am nächsten liegen, entwickeln sich weiter, aber nur einer derselben gelangt zu voller Entwicklung. Es ist dem-

nach eine der oberen Megasporen, die den endgültigen Embryosack bildet. Ausnahmen sind nicht beobachtet worden. Statt sich dadurch zu entwickeln, dass er die drei chalazalen Säcke in derselben Tetrade verdrängt, wächst der Embryosack in die Mikropyle hinauf. Gleichzeitig werden die chalazalen Kerne vergrössert und eine Strecke hinaufgezogen und gehen danach gradweise zugrunde. Dass das Material derselben und anderer Megasporen von dem wachsenden Embryosack ausgenutzt wird, geht daraus hervor, dass das Verschwinden gradweise und parallel der Entwicklung des Embryosackes erfolgt. Nach der Degeneration der chalazalen Kerne erreicht der Embryosack seine volle Entwicklung. Die Antipoden degenerieren sehr früh. Nur eine bleibt erhalten, dies ist die einzige Antipode, die LLOYD überhaupt gesehen hat. Bei *Crucianella herbacea* liegt diese eine weite Strecke hinauf im Embryosack und ist nicht durch eine Zellwand abgegrenzt, sondern nur durch einen Kern repräsentiert. Dass zwei weitere vorhanden gewesen, aber rasch zerstört worden sind, schliesst LLOYD daraus, dass er jüngere Embryosäcke mit vier Teilungsspindeln gesehen hat.

Leider habe ich nicht Gelegenheit gehabt, eben die *Crucianella*-Arten zu untersuchen, die LLOYD studiert hat. Gegenstand meiner embryologischen *Crucianella*-Beobachtungen sind die Arten *latifolia, graeca, angustifolia, imbricata* und *aegyptiaca* gewesen. Die Resultate weichen in mehreren Punkten von denen LLOYDs ab. Es ist jedoch nicht absolut unmöglich, obwohl kaum wahrscheinlich, dass LLOYDs Arten sich anders verhalten.

Die Archesporzellen sind früh unterscheidbar. Das Plasma dieser (syndermalen) Embryosackmutterzellen unterscheidet sich seiner Struktur nach völlig von dem Plasma bei den übrigen Galieen. Fibrillen sind nicht wahrzunehmen, dagegen ist das Plasma dicht erfüllt von sehr kleinen Vakuolen, wodurch es schaumartige Struktur erhält. Wenn das Ovulum sich weiterentwickelt, strecken sich die Archesporzellen enorm. *Crucianella* weist unter den Galieen die grössten Embryosackmutterzellen auf. Diese können über 0,1 mm lang werden (Fig. 13 a—b). In dem durch Fig. 13 a illustrierten Stadium sind 7 solche Zellen vorhanden, in Fig. 13 b sieht man 19. Die Anzahl za. 20 ist charakteristisch für *Crucianella*, wenn das Archespor vollentwickelt ist. Unmittelbar unter demselben liegt das akzessorische Archespor (Fig. 13 b), bestehend aus einer oft grossen Anzahl bedeutend kleinerer potentieller Archesporzellen, LLOYDs »nutritive tissue».

Wie die zentralsten Embryosackmutterzellen bei *Crucianella* sich durch ihre Grösse auszeichnen, sind auch deren Kerne besonders gross. Während der späteren Stadien der meiotischen Prophase können in diesen Kernen die Chromosomenstrukturen gedeutet werden, desgleichen sind auch die Chiasmata zu erkennen und zu zählen, was bei den übrigen Galieen kaum gelingt. Während der Metaphase I sind die Chromosomen auch grösser als bei den übrigen Galieen, die Gemini zeigen verschiedenes Aussehen, je nachdem sie durch ein oder zwei terminale oder durch interstitielle Chiasmata zusammengehalten werden (Fig. 25 m). Sie können so mehr oder weniger gestreckt oder ringförmig sein oder auf andere Weise von dem extrem kontrahierten Aussehen abweichen, das für Gemini in den Embryosackmutterzellen anderer Galieen kennzeichnend ist. In mehr lateralen Embryosackmutterzellen und in an das Archespor grenzenden somatischen

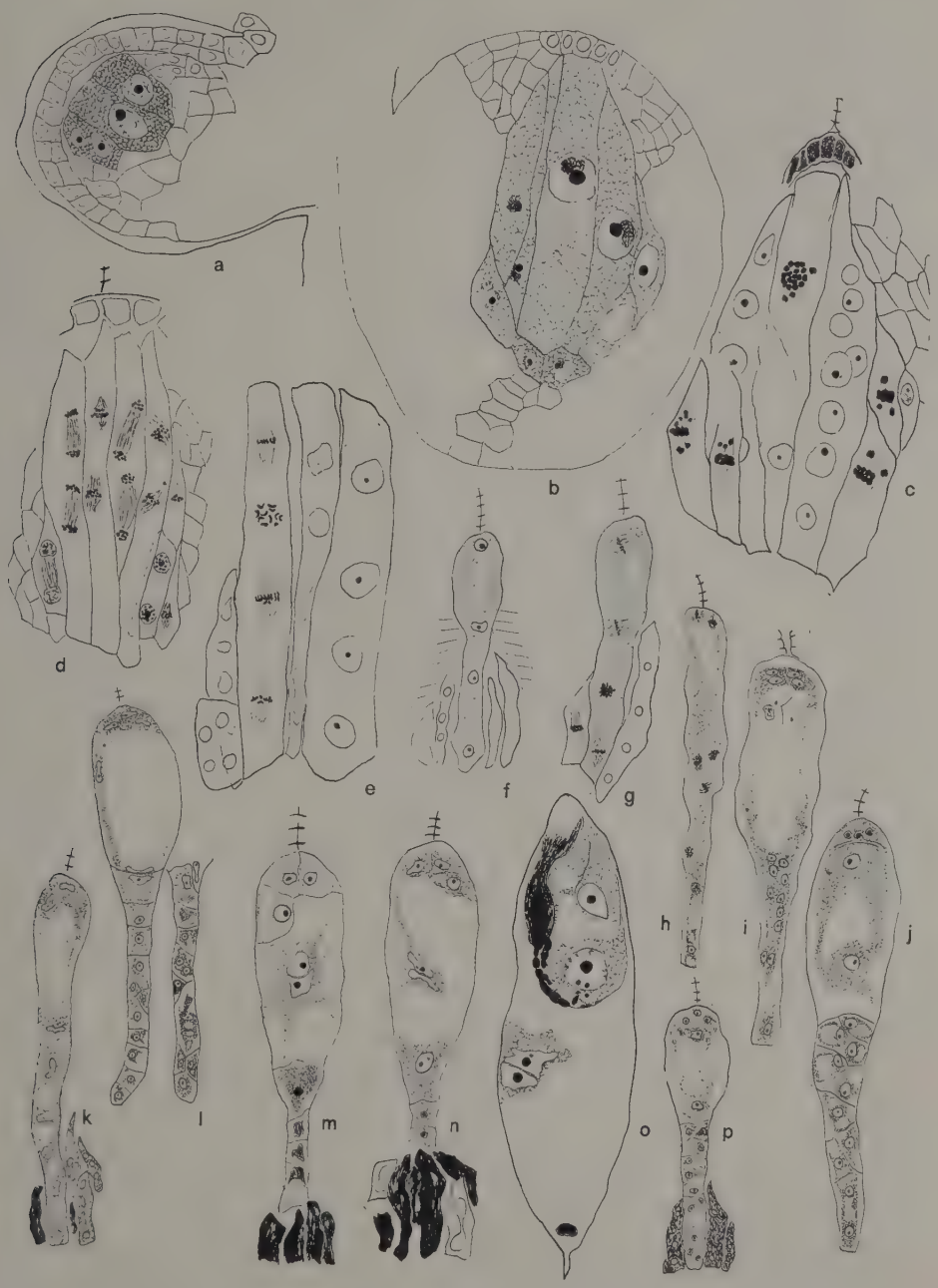


Fig. 13. *Crucianella latifolia* (a—c, f—j), *C. graeca* (e, k—o) und *C. imbricata* (d, p). a—b Archespor, c—e Meiosis und Sporenbildung, f—p Embryosackentwicklung.

Zellen oder in dem akzessorischen Archespor geht wie bei den übrigen Galieen eine modifizierte Reduktionsteilung vor sich. Hier haben indessen die Chromosomen dieselbe extrem kontrahierte Gestalt und dieselbe Grösse (Fig. 25 n) wie bei den übrigen Galieen. In diesen Zellen ist Asyndese sehr gewöhnlich und geschieht oft eine Zersprengung der Chromosomen, so dass eine grössere Anzahl Chromosomenkörper als die somatische angetroffen wird. Diese Prozessen sind bedeutend gewöhnlicher hier als bei den übrigen studierten Galieen.

Die Kerne der Makrosporentetrade sind nicht voneinander durch Wände geschieden. Zwar setzt oft eine Wandbildung ein, was durch das Auftreten einer Zellplatte im Phragmoplast angedeutet wird, aber die Wandbildung wird nie durchgeführt. Nach der Reduktionsteilung wird die Archesporregion von sehr voluminösen Zellen mit je vier Kernen eingenommen. Eine der zentralst gelegenen dieser Zellen streckt sich in der Längsrichtung. Die Nuzellarepidermis ist nun vollständig resorbiert. Hierdurch gleitet die fragliche Zelle direkt in die Mikropyle hinein. Nach diesem ersten Streckungsprozess treten Vakuolen zwischen den vier Kernen auf. Dies ist der Embryosack im Vierkernstadium. In den Embryosack bei *Crucianella* gehen demnach vier Megasporen ein. Hiernach teilt sich jeder Kern, wodurch der Embryosack 8-kernig wird (Fig. 13 g). Ein Teil der übrigen Tetraden, die dann keine oder nur unbedeutende Vakuolenbildung und Aufwärtsstreckung aufweisen, teilt sich gleichfalls. Zwischen allen diesen 8 Tochterkernen können aufs neue Zellplatten auftreten, aber ohne nachfolgende Wandbildung. Sowohl diese so entstandenen 8-kernigen Bildungen als auch Tetraden, Dyaden und mehr oder weniger entwickelte Archesporzellen degenerieren und werden allmählich absorbiert. Kein Fall ist angetroffen worden, wo mehr als ein Embryosack normal entwickelt worden ist. Der 8-kernige Embryosack geht nun durch eine neue Kernteilung in das 16-Kernstadium über, mit 4 Kernen in dem oberen, mehr angeschwollenen Teil und 12 mehr oder weniger in einer Reihe liegenden Kernen in dem unteren schmaleren Teil (Fig. 13 l, p). Hierauf organisiert sich der Embryosack. Die vier oberen Zellen bilden in gewöhnlicher Weise Eiapparat und Polkern, der zweite Polkern wird von dem obersten der übrigen 12 Kerne gebildet, während die 11 mehr chalazal gelegenen den Antipodialapparat formieren. Die meisten von den Kernen des Antipodialapparats sind voneinander durch Wände geschieden, einige Antipodenzellen können jedoch zweikernig sein (Fig. 13 l, j, p).

Crucianella latifolia zeigt (immer?) ein abweichendes Verhalten. Nach dem Achtkernstadium teilt sich der chalazalst gelegene Kern nicht mehr, sondern bleibt unverändert bestehen (Fig. 13 h). Dieselbe Figur zeigt, dass die Teilungen in dem Embryosack nicht synchron verlaufen. Sie beginnen offenbar in diesem Fall zuoberst, erst später teilen sich die anderen. Der Embryosack wird demnach 15-kernig, mit nur 10 Antipoden (Fig. 13 h—j).

Den nächsten Schritt in der Entwicklung des organisierten Embryosacks bezeichnet ein Degenerieren des ganzen »Antipodenschwanzes». *Crucianella graeca* bildet eine Ausnahme, bei den übrigen von mir studierten Arten tritt aber diese Degeneration äusserst rasch nach der vollen Ausbildung ein. Sie betrifft alle Zellen, und diese verschwinden spurlos. Das Integumenttapetum

Fig. 14. *Rubia Olivieri* a E. M. Z., Dyaden und Nuzellusepidermiszellen, b—d Dyaden und Tetraden, e—f Tetraden, g junge tetraspore E. S. im 4-Kernstadium, h der E. S. wird 16-kernig, i mehrere zusammengeknäulte reife E. S.

klemmt das alte Antipodengebiet zusammen und trennt so den übrigen Teil des Embryosacks vollständig von der Archesporregion. Bei *Cr. graeca* degenerieren zuerst die zehn unteren Antipodenkerne, der elfte schwillt ziemlich beträchtlich an, desgleichen schwillt die Zelle an, in welcher dieser elfte Kern liegt. Die Wand zwischen dieser Zelle und dem oberen Teil verschwindet anscheinend mehr oder minder, worauf der Kern in dem unteren Teil des nunmehrigen Embryosacks degeneriert (Fig. 13 m—o). Wenn die von LLOYD veröffentlichten Bilder (Taf. X, Fig. 12, 13) richtig gezeichnet sind, wäre die Tendenz, den obersten Antipodenkern zu bewahren, wie sie bei *Cr. graeca* hervortritt, bei *Cr. herbacea*

noch weiter gegangen. LLOYD bildet hier einen Fall ab, wo ein Antipodenkern mitten im Embryosack liegt. Der Kern macht den Eindruck voller Vitalität, er ist offenbar in den Embryosack hinabgewandert.

Die Polkerne verschmelzen miteinander sehr spät. In dem Stadium, wo der Pollenschlauch schon eingedrungen ist, sind sie noch nicht verschmolzen. Sie liegen nur dicht einander an, was sie übrigens schon eine beträchtliche Zeit vorher getan haben.

Tetraspore Embryosäcke treten unter den studierten Galieen ausser bei *Crucianella* auch bei einer *Rubia*-Art auf, nämlich bei *R. Olivieri* (Fig. 14). In einigen Einzelheiten unterscheidet sich jedoch *R. Olivieri* von *Crucianella*. Die Anzahl der Embryosackmutterzellen beträgt 8—10. Nach der Reduktionsteilung tritt in sämtlichen Zellen Vakuolisierung ein, die vier Kerne können verschiedene Lagen im Verhältnis zueinander einnehmen. Diese Kerne liegen jedoch seltener in einer Reihe, sondern meistens im Zentrum der Zelle, so dass sie die Ecken in einem regelmässigen Tetraeder bilden. Vakuolen werden über und unter der Kerngruppe gebildet, Zellplatten werden angelegt, aber keine Wandbildung findet statt. Von den vier Kernen der Kerngruppe wandert einer hinauf über die obere Vakuole und kommt demnach an der Embryosckspitze zu liegen, wenn diese in die Mikropyle eingedrungen ist. Die Nuzellarepidermis wird früh resorbiert. Mehrere Embryosäcke erreichen das 16-Kernstadium, aber nur einer dürfte in der Regel vital zur Befruchtung bleiben. Bei sämtlichen Kernteilungen sind Zellplatten beobachtet worden, obwohl eine Wandbildung nur nach der letzten Teilung erfolgt und dann natürlich nicht zwischen allen Kernen. Da in späteren Stadien mehrere Antipodialapparate ineinander verknäuelt vorhanden sind, ist es schwer, die Anzahl der Antipodenzellen festzustellen, bisweilen scheint es, als wenn es mehr als 11 wären, was auf eine sekundäre Teilung deuten würde. Zum Unterschied von *Crucianella* ist die Antipode bei *Rubia Olivieri* eine lange vital bleibende Bildung, deren Zellen Volumenzunahme aufweisen, weshalb sie als Haustorien betrachtet werden können.

Die Embryosäcke bei *Crucianella* und *Rubia Olivieri* müssen demnach zu den Typen gerechnet werden, die sich nach dem *Peperomia*-Schema entwickeln. Zum mindesten bei *Crucianella* erinnert der Embryosack nicht wenig an den bei *Pyrethrum parthenifolium* var. *aureum* (PALM 1914, 1915). Er unterscheidet sich jedoch von diesem durch die Lage der Antipodenzellen sowie durch die Tendenz zur Wandbildung, die in der Anlegung einer Zellplatte im Phragmoblast sich kundgibt, wenn nun diese Erscheinung wirklich ein Vorstadium zur Wandbildung ist. In dieser letzteren Hinsicht ähneln *Crucianella* und *Rubia Olivieri* mehr *Peperomia hispidula* (JOHNSON 1914), hier aber geht ja die Wandbildung noch weiter. Man könnte vermuten, dass die vielkernige Antipode, die LLOYD für *Asperula montana* und PIERPAOLI 1916 für *Putoria* beschrieben hat, gleichfalls durch die Bildung von tetrasporen Embryosäcken entstanden ist. Indessen habe ich (FAGERLIND 1936 b) den Verdacht, dass eine Fehldeutung in diesem Falle stattgefunden hat.

KAPITEL IV.

A. Das Endosperm bei den Galieen.

Die Entwicklung des Endosperms bei den Galieen ist von LLOYD beschrieben worden. Ich bin jedoch in der Lage, seine Angaben in einigen Einzelheiten zu ergänzen. Gleich nach der Befruchtung schwillt das Embryosacklumen an, es ist dann vollständig mit Zytoplasma angefüllt. Durch Teilung des befruchteten Zentralkerns entstehen sukzessiv mehr Kerne im Endosperm, nach den ersten Teilungen kommt es zu keinen Wandbildungen. Die Entwicklung folgt also HEGELMAIERS endogenem Schema für die Entwicklung nuklearen Endosperms und stimmt demnach mit dem entsprechenden Verhältnis bei *Putoria* (PIERPAOLI 1917, FAGERLIND 1936 b) überein. In einem späteren Stadium treten in dem Plasma zwischen den Kernen oft sehr unregelmässige Vakuolen auf, und gleichzeitig bilden sich die ersten Zellwände im Endosperm. Wie bei *Putoria* habe ich auch bei den Galieen nicht mit Sicherheit feststellen können, ob die Anlegung der ersten Wände mit Hilfe von Zellplatten geschieht oder nicht. Bei vielen Galieen bleiben die Antipoden, wenigstens die untere, lange intakt, auch wenn das Endosperm weit in seiner Entwicklung gelangt ist. Dies ist von grosser Bedeutung, um während dieser Stadien im Ovulum sich sicher orientieren zu können. Wenn die Wände im Endosperm aufzutreten beginnen, kommt es in den Integumentgeweben zu weitgehenden Einschmelzungen. Die Gewebe zunächst dem Endosperm werden bei *Eugalium* vollständig resorbiert, keinerlei Rückstände sind wahrzunehmen, dagegen ist um das Endosperm herum eine Masse von faseriger Struktur nachweisbar, vermutlich eine flüssige Substanz, die beim Fixieren koaguliert ist. Die Fasern verlaufen ungefähr senkrecht zur Endospermoberfläche. Die Einschmelzung des Integumentgewebes und das Auftreten des Koagulats ist indessen nicht auf das Gebiet zunächst dem Endosperm beschränkt, sie kommt auch in einem Gebiet des Integuments zwischen der Mikropyle, in welchem die Antipode meistens noch vital liegen, und den der Aussenwand des Fruchtfachs anliegenden Teilen des Integuments vor. Dieses Gebiet ist im Querschnitt halbmondförmig und umschliesst Integumentgewebe, Mikropyle und Antipode. Im Längsschnitt ist es dreieckig, es bildet also eine kegelförmige Lakune. In diese dringt das Endosperm hinein, wenn es sich weiterentwickelt. Das Endosperm verdrängt also nicht den Antipodialapparat, sondern wächst an demselben vorbei (Fig. 49 c) und umfasst schliesslich denselben und die umliegenden Teile des Ovulums glockenförmig. Bei *Aparine* aber streckt das sich entwickelnde Endosperm sich den Mikropylarkanal hinab und presst den Antipodialapparat zusammen (Fig. 15 a—b). Hier nimmt jedoch das Endosperm eine stark konvex-konkave Gestalt ein. Das Endosperm wird dann bei den Galieen immer mehr und mehr gewölbt, so dass es schliesslich Ovulumgewebe einschliesst, das nur mittelst eines mehr oder minder dünnen Strangs in Verbindung mit dem peripheren Ovulumgewebes steht (Fig. 50 a, b). Auf Schnitte, die in gewissen Ebenen liegen, kann daher das Endosperm vollkommen kreisförmig erscheinen (Fig. 50 d). Der Same erinnert somit stark an viele perispermhaltige

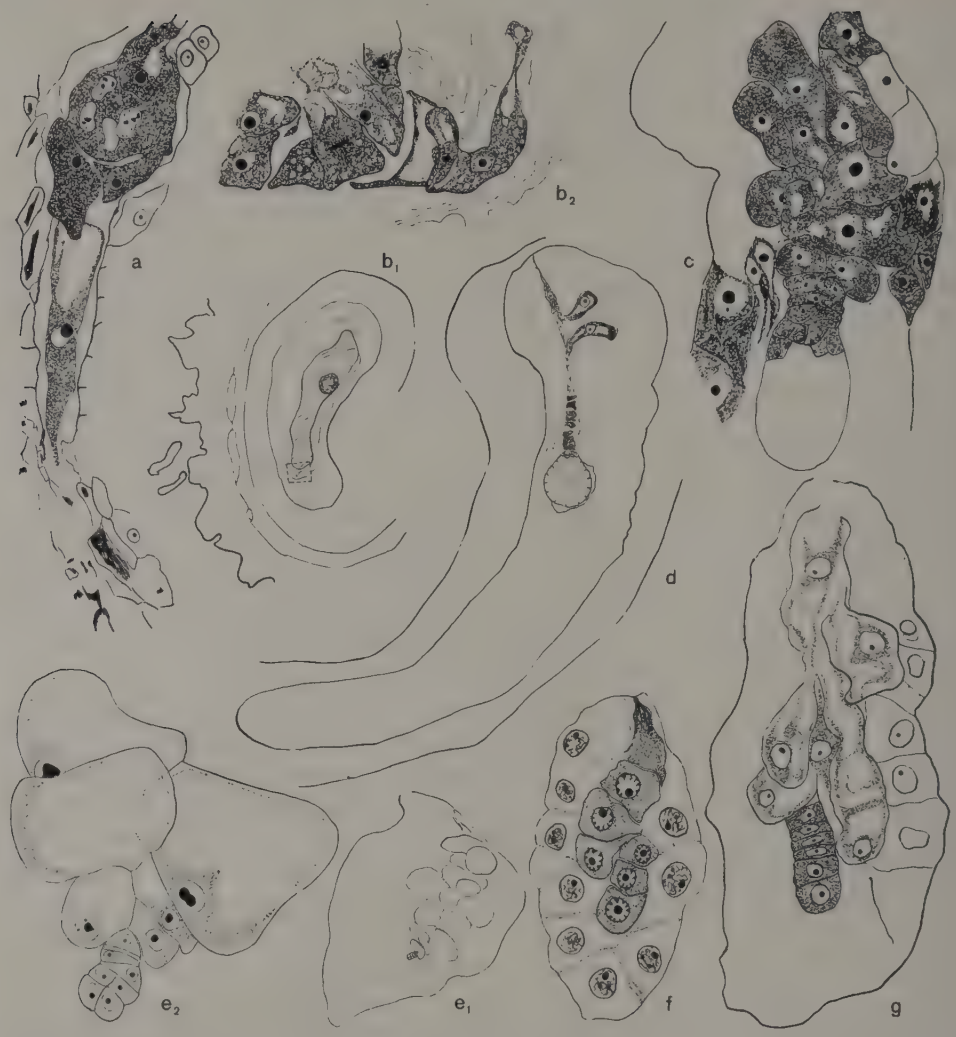


Fig. 15. Endosperm- und Embryoentwicklung bei *Galium aparine* (a—d), *G. articulatum* (e) und *Crucianella aegyptiaca* (f—g). a 4-kerniges Endosperm und noch erhalten gebliebene Antipoden, b weit entwickeltes Endosperm, noch nicht ganz degenerierte Antipoden, c—g Suspensorhaustorien in verschiedenen Entwicklungsphasen.

Samen. Bei den Galieen kann man jedoch nicht von einem Perisperm sprechen, da das in dem Samen eingeschlossene »Ovulumgewebe» niemals im Lauf der Entwicklung als nahrungsreiches Gewebe auftritt, sondern schon frühzeitig aus Zellen besteht, die, dem Aussehen nach zu urteilen, abgestorben sind.

LLOYD, der gleichfalls die Beobachtung machte, dass das Endosperm bei den Galieen während der Entwicklung mehr und mehr konkav wurde, sah auch, dass die in der Höhlung befindlichen Gewebsreste kontinuierlich waren mit einer zwei Zellen hohen Schicht von Integumentgewebe, die rings um das ganze Endosperm herum verläuft und demnach zwischen dem Endosperm und den Frucht-

fachwänden liegt. Diese Beobachtung LLOYDs kann ich bestätigen. Es ist also bei den Galieen eine Samenschale ausgebildet.

Wenn der Embryo wächst, wird Hand in Hand damit Endospermgewebe eingeschmolzen, so dass zwischen dem Embryo und den Endospermzellen eine mehr oder weniger enge Spalte vorhanden ist, die mit einer vermutlich flüssigen Substanz angefüllt ist. Diese Endospermspalte stimmt demnach völlig mit den Verhältnissen in anderen Endospermen überein (vgl. NETOLITSKY 1926).

B. Der Embryo bei den Galieen.

Die Entwicklung des Embryos bei den Galieen ist eingehend von LLOYD und speziell für *Sherardia* von SOUEGES (1924, 1925) beschrieben worden. Ich halte es daher für unnötig, hier auf eine nähere Beschreibung einzugehen, will aber Kommentare zu einigen Einzelheiten geben.

Schon HOFMEISTER entdeckte die Suspensorhaustorien bei *Galium*. Durch LLOYD und SOUEGES wissen wir, dass sie sich in der Weise entwickeln, dass die Zellen im Suspensor sich beträchtlich strecken und in das Endosperm einbohren. LLOYD beschrieb bei *Vaillantia hispida,* dass einzelne Zellen im Suspensor sich longitudinal ein- oder zweimal teilten, und dass auf diese Weise auf demselben Niveau im Suspensor zwei oder vier Zellen entstanden, von denen im ersteren Falle zwei, im letzteren Falle vier einander diagonal gegenübergelegene Zellen zu Haustorien auswuchsen. In vereinzelten Fällen konnten die Haustorialzellen nahe dem Embryo auch sekundär sich horizontal teilen. Eine longitudinale Teilung der Suspensorzellen beschrieb auch SOUEGES für *Sherardia arvensis*. Bei den von mir studierten Typen habe ich eine longitudinale Teilung der Suspensorzellen nie beobachten können. Bilder von späteren Stadien könnten vielleicht als das Resultat eines solchen Prozesses gedeutet werden, nämlich wenn zwei Haustorialzellen von demselben Niveau am Suspensor ausgehen, indessen habe ich die entschiedene Auffassung, dass dies wenigstens in den meisten Fällen darauf beruht, dass die innerhalb des Suspensors befindlichen Teile der Haustorialzellen äusserst stark zusammengedrückt werden, sodass sie kaum überhaupt wahrnehmbar sind. An eine ähnliche Erklärung hat LLOYD für *Callipeltis cucullaria* gedacht: »A position of the suspensor may be composed of two rows of cells (Pl. 6, fig. 9), though, whether this is due to transverse division or to displacement by longitudinal pressure, I cannot say.» Zur Entscheidung der Frage, ob der Suspensor bei einzelnen Galieen teilweise mehrreihig sein kann, sind weitere Untersuchungen erforderlich.

LLOYD vermutet, dass die Haustorialbildungen Nährstoffe von dem Endosperm zum Embryo hin transportieren. Ob sie wirklich Haustorien im physiologischen Sinne sind, ist nicht leicht zu sagen, wenn es aber der Fall ist, so ist es ebenso wahrscheinlich, dass der Transport über den Suspensor und die Haustorien geschieht und dem Endosperm zugute kommt. Die Suspensorhaustorien verlieren indessen früh den Zusammenhang mit dem Suspensor; sie können unver-

ändert als Inseln im Endosperm bestehen bleiben, bei vielen Typen degenerieren sie aber, bevor der Zusammenhang aufgelöst ist.

Was die Form der Suspensorhaustorien betrifft, so will ich nur auf einige Typen hinweisen (Fig. 15—16). Bei *Galium parisiense* war das Haustorium schwach ausgebildet (LLOYD). Dasselbe gilt für *G. trifidum*. Am schwächsten ausgebildet ist es jedoch bei *Galium murale* und *verticillatum*, wo es oft fehlt. Bisweilen zeigt sich in einem verhältnismässig weit fortgeschrittenen Stadium eine Tendenz zur Haustorienbildung durch die Ausbildung eines Wulstes an der

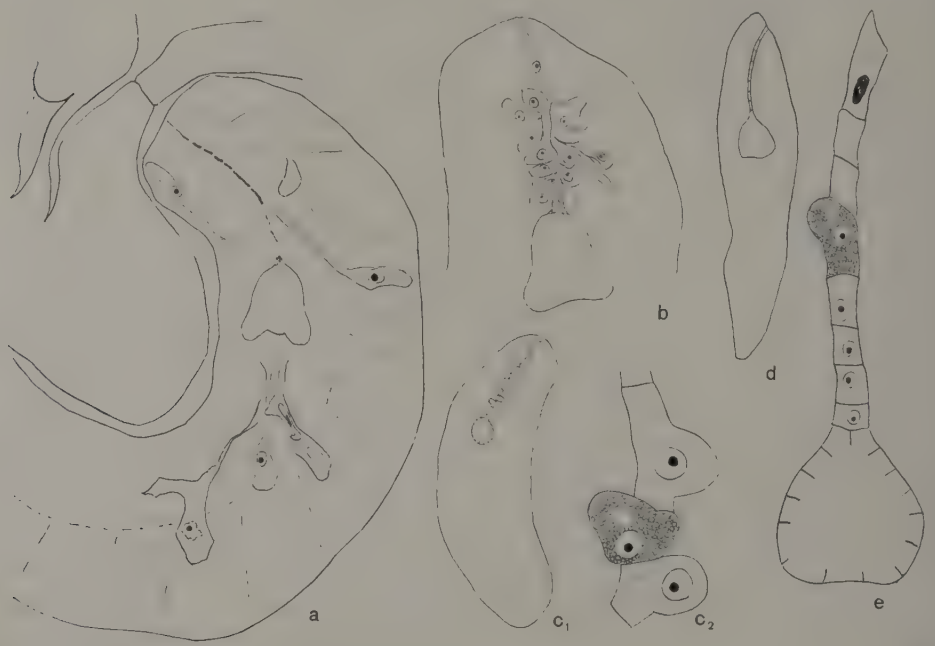


Fig. 16. Embryo, Suspensor und Suspensorhaustorien bei *Galium saccharatum* (a), *G. 4-Mollugo* (b), *G. Schultesii* (c) und *G. verticillatum* (d—e).

einen oder anderen Suspensorzelle. Bei *Eugalium* erreicht der Haustorialapparat seine grösste Vollendung, wenn die Keimblätter sich zu differenzieren beginnen. Bei *Galium aparine* hat das Haustorium zu degenerieren begonnen, bevor noch die Keimblätter hervorgetreten sind. Bei *Galium saccharatum* bleiben die Haustorialzellen noch lange nach diesem Stadium bestehen. Die Haustorien bei dieser Pflanze sind enorm lang und erstrecken sich weit über den Embryo bis zur Peripherie des Endosperms hin. Wohlausgebildete Haustorien wies auch *Asperula azurea* auf (LLOYD). Hier erreicht der Haustorialapparat sein Maximum, gleich nachdem der Proembryo sich in Embryo und Suspensor zu differenzieren begonnen hat. Ungefähr ähnlich verhält sich *Galium articulatum*, die Haustorialzellen sind hier jedoch noch voluminöser.

KAPITEL V.

Angaben über die embryologischen Verhältnisse in der Familie *Rubiaceae*.

Auf Grund von Literaturstudien und eigenen Untersuchungen kann ich folgende zusammenfassende Darstellung der embryologischen Verhältnisse in der Familie geben. Sowohl die Angaben in der Literatur bis auf einige Ausnahmen wie auch meine eigenen Untersuchungen, abgesehen von den oben wiedergegebenen, sind als sehr fragmentarisch anzusehen. Die Rubrikeinteilung ist mit einigen Abänderungen nach SCHNARF (1931) gewählt worden.

Das Mikrosporangium (Fig. 17). Bei der Entwicklung des Mikrosporangiums ist nur die Bildung der verschiedenen Schichten in der Wandung von besonderem Interesse. Die grundlegenden Arbeiten von WARMING und ENGLER haben gezeigt, dass die Mikroarchesporzellen subepidermalen Ursprungs sind. Diese subepidermalen Mutterzellen, die primären Archesporzellen, teilen sich zentrifugal mehrmals und führen so zur Entstehung von Archesporzellen, Tapetenzellen, ev. Zwischenschicht und Endothecium. Dies ist der Verlauf bei *Valerianaceae*, *Labiateae* und *Borraginaceae* (vgl. SCHNARF 1929). Im Gegensatz zu diesem Verlauf, der als der bei den Angiospermen normale angesehen worden ist, gibt HÅKANSSON (1923) an, dass die letzte Teilung nicht in der dann subepidermalen Zelle erfolgt, sondern in derjenigen, die peripher von der sekundären Archesporzelle liegt. Die Zellen des Tapetum und der Zwischenschicht wären folglich Schwesterzellen. Im Hinblick auf die von vielen behauptete nahe Verwandtschaft zwischen *Umbelliflorae* und *Rubiales* wäre es von Interesse, zu sehen, wie die Wandentwicklung sich bei den Rubiaceen gestaltet. *Galium*, *Bouvardia* und *Houstonia* sind in dieser Hinsicht studiert worden. In vielen Fällen, z. B. Fig. 17 d, sieht es tatsächlich aus, als wenn die Zellen des Tapetum und der Zwischenschicht Schwesterzellen wären. Dies ist jedoch nicht der Fall. Das Bild wird durch die bedeutende Schwellung hervorgerufen, welche die zu dieser Zeit subepidermale Zelle erfährt, wenn sie sich teilen soll (Fig. 17 c). Die Verhältnisse stimmen also mit dem »normalen» Verlauf überein und nicht mit dem für die Umbellifloreen beschriebenen. Der Verdacht, dass solche Bilder wie in Fig. 17 d eine Fehldeutung bei den Umbellifloreen bewirkt haben, liegt nicht fern.

Bei *Galium cruciata* beschrieb JUEL (1915), dass die Tapetenzellen pseudopodienartige Fortsätze zwischen die Pollenkörner entsandten, aber »obgleich das eben beschriebene Entwicklungsstadium ganz so aussieht, als ob Vorbereitung zur Bildung eines Periplasmodiums getroffen wurde, so wird doch kein solches gebildet». HOMEYER (1935) sagt, dass er dann und wann ähnliche Beobachtungen habe machen können, »doch bildeten diese Erscheinungen, die ich für artifiziell halte, auch in gleich weit entwickelten Antheren innerhalb ein und derselben Art durchaus nicht die Regel, sodass also das Tapetum der untersuchten Familie als Sekretionstapetum bezeichnet werden muss». Dass die Rubiaceen ein typisches Sekretionstapetum haben, ist sicher; die Tapetenzellen sind

nach dem Innern des Mikrosporangiumlumens hin konisch geformt, und es ist vielleicht dieser mehr oder minder wohlentwickelte Konus, den HOMEYER meint. Mit JUELS Befund verhält es sich möglicherweise anders; er ist vielleicht das Resultat der Untersuchung eines abnormen Typus mit pseudopodialer Entwicklung der Tapetenzellen. Bei *Galium* sind von mir viele Typen mit gestörter Mikrosporenentwicklung angetroffen worden, und mehrere von diesen haben auch ein abnormes Tapetum. Obwohl ich Bilder, die mit JUELS Beschreibung übereinstimmen, nicht angetroffen habe, halte ich es für wahrscheinlich, dass solche Typen vorkommen.

Der Pollen (Fig. 18). Bei sämtlichen untersuchten Rubiaceen ist der reife Pollen dreikernig. Mit Ausnahme vereinzelter abnormer Typen folgt die Zytokinese dem simultanen Schema. Die Morphologie und Exinestruktur der Pollenkörner sind sehr verschieden bei verschiedenen Typen. Detailliertere Untersuchungen hierüber sind nicht ausgeführt worden. SCHUMANN (1891) behauptet,

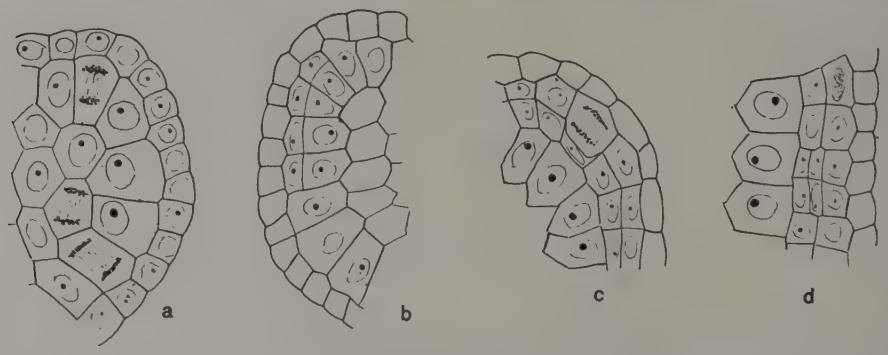


Fig. 17. Differentierung der Wandschichten des Pollenfaches bei *Galium Mollugo*. a primäres Archespor, b die Deckzellen sind abgetrennt, c—d Tapetum, Zwischenschicht und Endothecium werden gebildet.

dass die Rubiaceen u. a. durch Kleinheit der Pollenkörner charakterisiert seien. Diese Angabe ist kaum korrekt. *Psychotria*, *Richardsonia* und *Myrmecodia* haben nicht unbeträchtlich grosse Pollenkörner. Die eigentümlich geformten Körner bei der letzteren Gattung gehören zu den grössten im Pflanzenreich. In der Regel sind wohl die Pollenkörner der Coffeoideen grösser und variabler gestaltet als die der Cinchonoideen.

Die Samenanlage. Die Ausbildung der Samenanlage ist eingehend in Kap. I. geschildert worden. Hinzuzufügen ist jedoch, dass bei einer ganzen Reihe Rubiaceen ausserhalb des Integuments eine mehr oder minder integumentähnliche Extrabildung vorhanden ist. LLOYD, der derartige Bildungen bei *Richardsonia* und *Diodia* gefunden hat, nennt sie Strophiola. Solche Extrabildungen an den Samenanlagen sind mit einer ganzen Reihe verschiedener Namen begabt worden, die ausserdem verschieden definiert worden sind (vgl. PFEIFFER 1891, GOEBEL 1923, NETOLITSKY 1926). GOEBEL schlägt die Bezeichnung Arillus für sämtliche Extrahüllen des Ovulums vor, WETTSTEIN (1924) reserviert diesen Ausdruck für solche, die erst nach der Befruchtung gebildet werden, die früher

vorhandenen nennt er Strophiola. Diese letztere Klasse wurde von BRIQUET »arille précoce» zum Unterschied von »arille tardife» genannt. Es liegt kaum Anlass vor, auf diese therminologischen Fragen näher einzugehen, doch muss betont werden, dass die bei verschiedenen Familien und Typen beschriebenen Arilli und Strophiolae verschieden ausgebildet sind, verschiedene Funktion haben und wohl nicht homolog sind. Berücksichtigt man dies, so halte ich BRIQUETs und WETTSTEINs Einteilung für zutreffend.

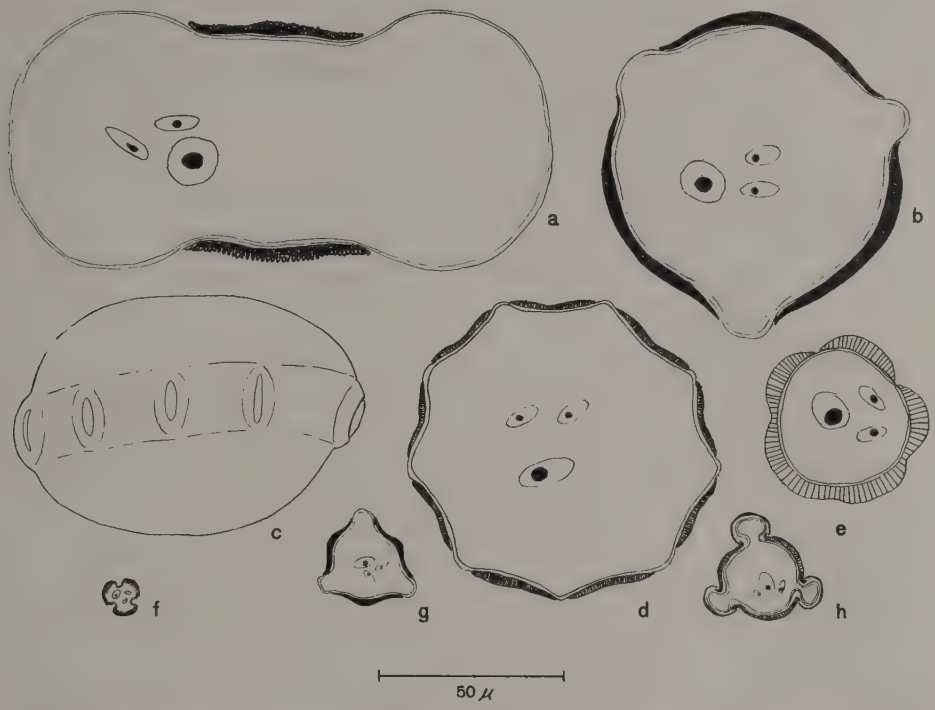


Fig. 18. Pollenkörner verschiedener Rubiaceen (alle sind in demselben Masstab wiedergegeben). a *Myrmecodia echinata*, b *Psychotria emetica*, c—d *Richardsonia pilosa*, e *Leptodermis pilosa*, f *Mussaenda erythroneura*, g *Hoffmannia refulgens*, h *Cephalanthus occidentalis*.

Bei den Rubiaceen habe ich die bestentwickelte Strophiola bei der Gattung *Tricalysia* gefunden. Hier (Fig. 19 i) ist die Strophiola bedeutend mächtiger als die Samenanlage im übrigen und umschliesst fast ganz den Rest der letzteren, nur ein kleiner Teil der Integumentoberfläche liegt bloss. Eine wenigstens auf der »Dorsalseite» des Ovulums fast ebenso wohl ausgebildete Strophiola findet sich bei *Pavetta* (Fig. 20 c), wo jedoch die Mikropylenmündung unbedeckt von der Strophiola liegt. Bei *Spermacoce* und *Ixora* (Fig. 20 d, f) hat die Strophiola nicht mehr ausgeprägt hüllenähnliches Aussehen, sondern folgt der Ovulumoberfläche auf deren der Scheidewand zugekehrten Fläche und erstreckt sich abwärts über die Mikropylenmündung. Gleichartig ausgebildet, aber etwas kürzer ist die Strophiola bei *Richardsonia* (Fig. 20 g). Bei *Cephalanthus,* wo die Samenanlagen hängend sind, findet sich eine Strophiola, die auf dem Scheitel des Ovulums über der Mikropyle liegt und den Funikulus vollständig umfasst (Fig. 19 g).

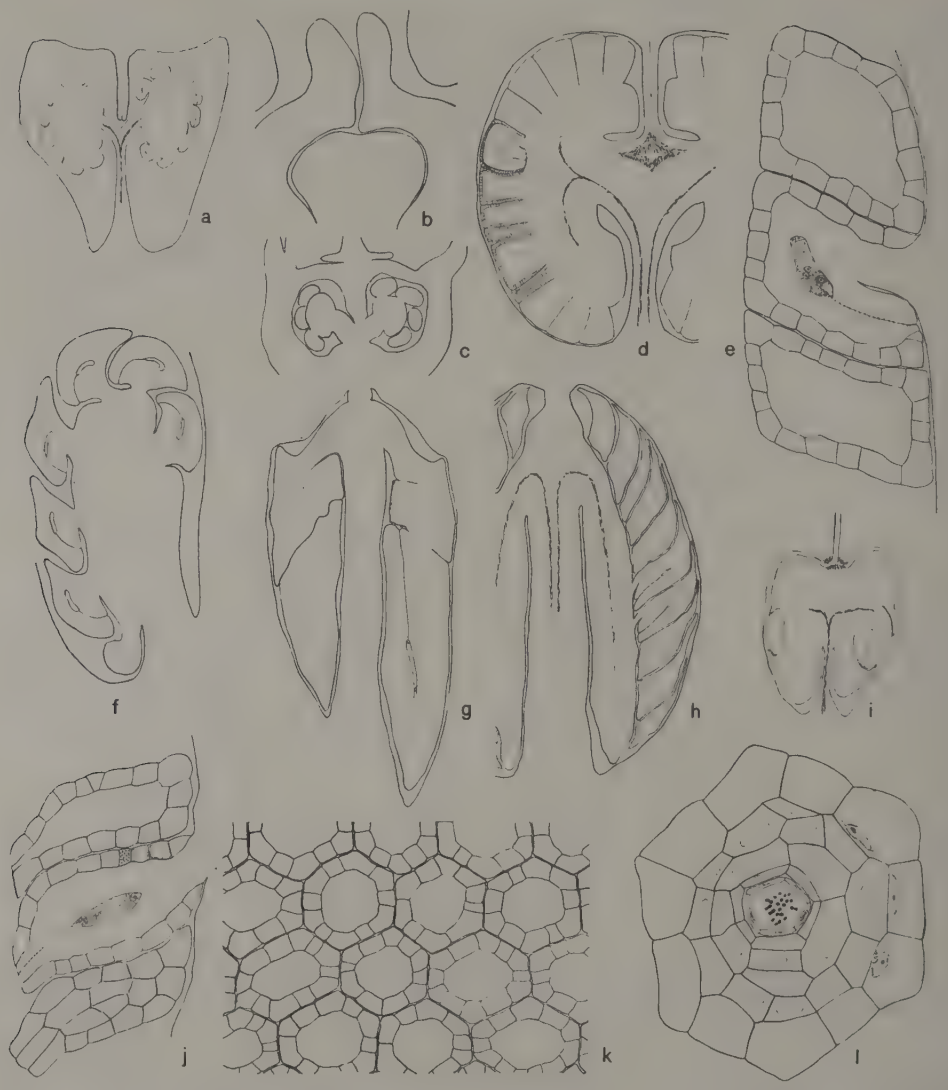


Fig. 19. Plazenta- und Ovulumbau bei den Cinchonoideen. a *Oldenlandia* b—c *Houstonia coerulea*, (b Plazentaanlage), d *Pentas carnea*, e drei Ovula bei *Pentas carnea*, f *Bouvardia Humboldtii*, g *Cephalanthus occidentalis* (man beachte die Strophiolabildung), h *Uncaria gambir*, i *Tricalysia* sp. (man beachte die mächtige Strophiolabildung), j—l *Hoffmannia refulgens*, j drei Ovula, k Tangentialschnitt durch die Plazenta, mehrere Ovula sind getroffen, l Querschnitt durch ein Ovulum.

Bei *Coffea* wies MARCHAND (1864) und später v. FABER (1912) das Vorhandensein eines Obturators nach, der den Funikulus unmittelbar unter der Spitze des Ovulums umhüllte. Dieser ist zweifellos der bei *Diodia*, *Richardsonia* u. a. angetroffenen Strophiola völlig homolog, nur ist er reduziert. Diesen Bildungen homolog, aber noch mehr reduziert oder wenig ausgebildet ist der von mir (FAGERLIND 1936 b) bei *Putoria* und *Phyllis* (1936 c) beschriebene Obturator

Bei diesen hat er die Form eines Wulstes am Funikulus, der sich nach der Mikropylenmündung hin erstreckt; bei der ersteren Gattung umfasst die Basis desselben halb den Funikulus. Der von mir bei *Putoria* beschriebene »Kragen» stellt vermutlich gleichfalls den letzten Rest einer den Funikulus ganz umfassenden Strophiola dar. Ähnliche Obturatoren finden sich auch bei *Chiococca* und *Leptodermis* (Fig. 20 a—b, e). Vermutlich ist die Strophiola und der ihr homologe Obturator bei den Rubiaceen ein gewöhnliches Vorkommnis. SCHUMANN gibt für mehrere Rubiaceen an, dass sie am Nabelstrang eine Verdickung haben; diese Verdickung ist sicher durch die Gegenwart von Bildungen, die der Strophiola homolog sind, bedingt. Eine Strophiola, die nur den Charakter eines unbedeutenden Wulstes am Funikulus hat, habe ich bei *Psychotria emetica* gesehen.

Nach LLOYD entstand die Strophiola als ein Auswuchs am Funikulus in einem frühen Entwicklungsstadium. Die Ansicht wird jedoch von V. FABER kritisiert, nach welchem der Obturator nicht als eine Funikulusbildung, sondern als eine Plazentabildung aufzufassen ist. In Wirklichkeit entstehen diese Bildungen bei verschiedenen Rubiaceen zu verschiedenen Zeiten. Wenn sie relativ spät auftreten, ist es klar, dass sie als Wulst am Funikulus entstehen, wenn sie dagegen früher auftreten, wie es bei *Coffea, Leptodermis* und *Pavetta* der Fall ist, so erscheinen sie als geschlossene oder offene ringförmige Wülste, die auf der Plazenta rings um die junge Ovulumanlage herum gebildet werden. Indessen haben meine Studien vor allem an *Leptodermis*-Material und eine Prüfung der *Coffea*-Abbildungen V. FABERS mich zu der Überzeugung geführt, dass die Teile der »Plazenta», aus denen die Strophiola hervorgeht, eher der Basis des Ovulums als der Plazenta angehören. Ich schliesse daraus, dass die Strophiolabildungen in dieser Familie vom Funikulus herstammen, dass sie aber bei gewissen Typen vor der Ausbildung des Funikulus so frühzeitig entstehen, dass eine strenge Grenze zwischen den Geweben der Ovulumanlage und der Plazenta noch nicht gezogen werden kann.

Die Annahme liegt nahe, dass die Strophiola bei den Rubiaceen ein zweites Integument ist. Bei *Pavetta* und *Tricalysia* ist ja die Integumentähnlichkeit der Bildungen augenfällig. Für *Thielodoxa lanceolata* bildet SCHUMANN (1891. Fig. 30 c) etwas ab, was wie ein äusseres Integument aussieht. Ist dies eine Strophiola, so wird die Übereinstimmung noch grösser. Die Frage muss jedoch vorläufig völlig offen gelassen werden.

Eine andere Eigenheit bei der Samenanlage vieler Rubiaceen ist die eigentümliche Differenzierung, welche die Epidermiszellen mit Ausnahme derjenigen bei der Mikropylenmündung erfahren. Sie wachsen enorm und werden stark vakuolisiert, so dass das Plasma nur eine dünne Membran an der Zellwand bildet. In dieser grossen zentralen Vakuole fällt später eine feinkörnige Substanz von unbekannter chemischer Zusammensetzung aus, die von Saffranin gefärbt wird, sonst aber gelbbraun ist. Die Körnchen verschmelzen später zu grösseren Körnern. Derartige Randzellen, aber von nicht so ausgeprägter Grösse, finden sich u. a. bei *Spermacoce* und *Chiococca,* sie sind dagegen extrem gross bei *Pentas* und *Hoffmannia* (Fig. 19 d—e, j—l). Die Randzellen treten auch oft an

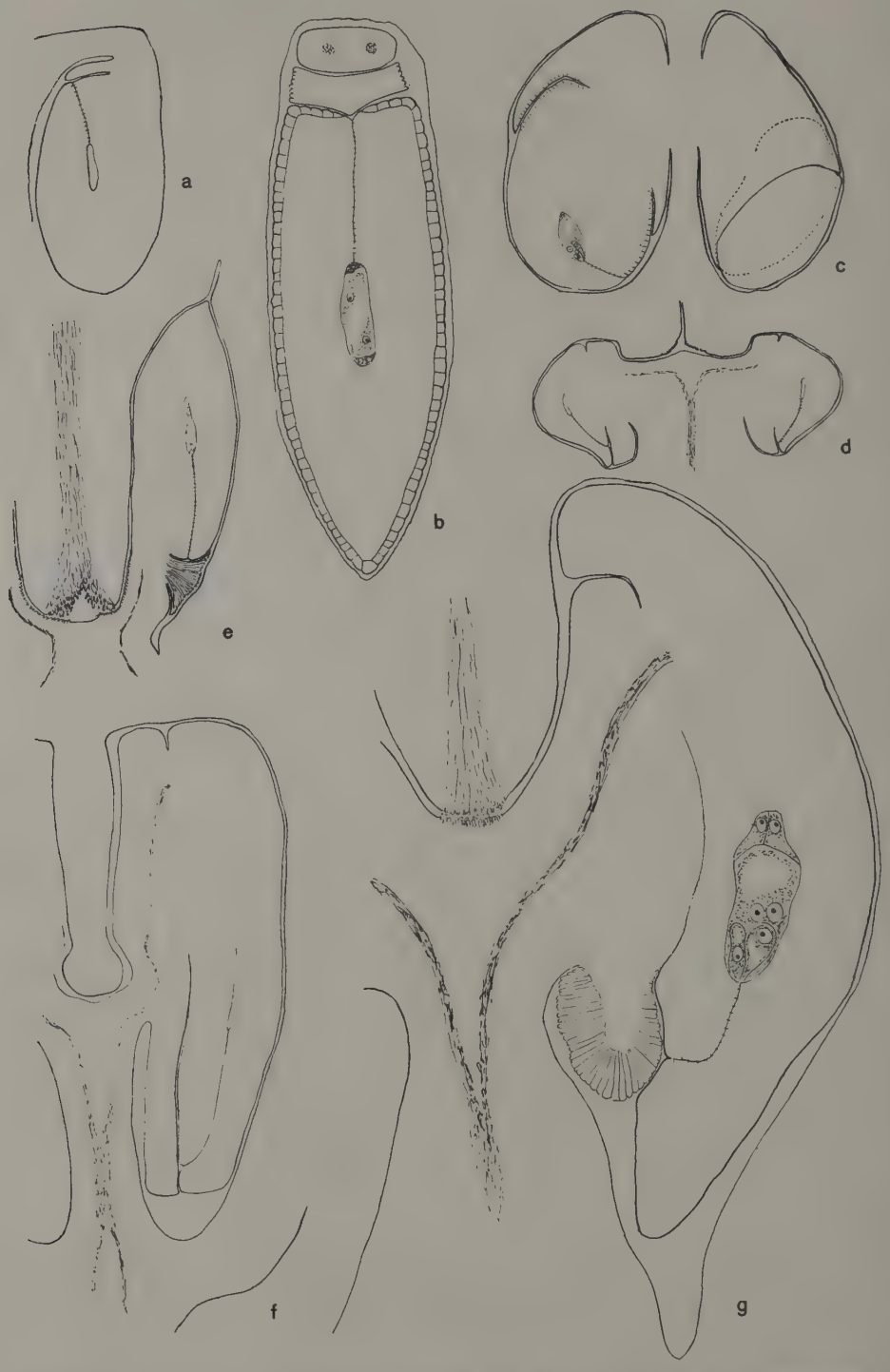


Fig. 20. Plazenta-, Ovulum- und Strophiolabau bei den Coffeoideen. a—b *Chiococca* sp., c *Pavetta* sp., d *Ixora* sp., e *Leptodermis lanceolata*, f *Spermacoce tenuior*, g *Richardsonia pilosa*.

der Strophiola auf, besonders an deren dem Ovulum zugekehrter Oberfläche. Vermutlich sind es diese Randzellen, die SOLEREDER (1890) für *Pagamaea* beschrieb. Nach ihm sind diese Zellen gerbstoffreich. Bei den Galieen spricht er jedoch von Epidermiszellen mit »brauner» (»piegmentierter») Stärke.

Die oben beschriebenen Epidermiszellen sind es wahrscheinlich, die vielen Rubiaceensamen ihre charakteristische netzförmig geäderte Oberfläche verleihen (vgl. SCHUMANNs Illustrationen).

Der Weg des Pollenschlauchs. Der Weg des Pollenschlauchs ist für *Diodia*, *Richardsonia* und *Houstonia* von LLOYD (1902, 1904, 1905), für *Houstonia* von MATHEWSON (1906) und für *Putoria* von FAGERLIND (1936 b) geschildert worden. Bei *Diodia, Richardsonia* und *Putoria* schlängelten sich die Schläuche dahin zwischen oder über den Epidermiszellen der Strophiola. Diese Zellen waren in besonderer Weise ausgebildet, mehr oder wenig zylindrisch gestreckt bis haarförmig verlängert. Die Wandungen der Zellen haben auch eine chemische Veränderung erfahren, wahrscheinlich eine Verschleimung. Speziell haarförmige Strophiolazellen in der Umgebung der Mikropyle besass *Putoria,* etwas weniger extrem ausgebildet *Richardsonia,* eine gleichartig ausgebildete Strophiola findet sich auch bei *Leptodermis.* Bei den übrigen untersuchten Rubiaceen mit Strophiola sind die Epidermiszellen der letzteren wenigstens in der nächsten Nachbarschaft der Mikropylenmündung mehr oder minder stark gestreckt. Ein Leitgewebe, ausgebildet in derselben Weise wie das der Strophiola, habe ich auch für die Scheidewand und die Plazenta in den Gebieten, wo sie einander berühren, bei *Putoria* beschrieben. Ähnliche Bildungen sind innerhalb der Familie recht gewöhnlich, sie sind mehr oder weniger ausgeprägt angetroffen worden bei *Tricalysia, Ixora, Leptodermis, Richardsonia* und *Pentas.* Bei *Putoria* und *Richardsonia* nahmen die Pollenschläuche eine kleine Strecke ihren Weg durch Plazentagewebe. Dies war in hohem Masse der Fall bei *Houstonia* (LLOYD, MATHEWSON), wo die Pollenschläuche durch die grosse Plazenta hindurchwachsen, zu den Ovula durch den Funikulus gelangen und von der Seite her sich dem Eiapparat nähern. Sowohl LLOYD als MATHEWSON sehen in dieser Aporogamie nichts Phylogenetisches, sondern betrachten sie als rein physiologisch bedingt. Natürlich ist Porogamie bei *Houstonia* ausgeschlossen, da ja eine Mikropyle fehlt. Bei *Pentas,* der einzigen Cinchonoidee, die ich hinsichtlich des Vordringens der Pollenschläuche studiert habe, wachsen die Schläuche durch die Scheidewand hinab in das Leitgewebe in der Fuge zwischen der Scheidewand und der Plazenta, danach weiter in den oberflächlicheren Schichten der Plazenta und brechen an der Plazentaoberfläche hervor, wo sie sich zwischen den Samenanlagen hindurchschlängeln, um in die Mikropylen hinaufzugelangen. Hier liegt demnach eine typische Porogamie vor.

Weibliches Archespor. Ausser bei den Galieen kommt ein mehrzelliges und als solches funktionierendes Archespor bei *Putoria* vor (PIERPAOLI 1917. FAGERLIND 1936 b). Nach LLOYDs Untersuchungen findet sich bei den Gattungen *Diodia, Richardsonia* und *Houstonia* wohl ein mehrzelliges Archespor, aber nur eine der Zellen fungiert als Embryosackmutterzelle, die übrigen, nur wenige an Zahl, sind bedeutend kleiner und schmäler und entwickeln sich nie. Dies ist

Fig. 21. E.S.-Entwicklung bei den Cinchonoideen und den Coffeoideen. a *Chiococca* sp., b—c Tetraden bei *Cephalanthus occidentalis* d—g Tetraden und junge E. S. bei *Bouvardia*, h organisierter E. S. bei *Houstonia coerulea*, i d:o bei *Oldenlandia*, j d:o bei *Hoffmannia refulgens*, k d:o bei *Cephalanthus occidentalis*, l d:o bei *Bouvardia coccinea*, m d:o bei *Pentas carnea*, n Querschnitt des Antipodialapparates bei *Bouvardia coccinea*, o—q der Antipodialapparat bei *Cephalanthus occidentalis*.

ein Verhältnis, das in der Rubiaceenfamilie in grosser Ausdehung herrscht. Ich habe LLOYDs Angabe für *Richardsonia* und *Houstonia* bestätigen können und ausserdem dieselbe Erscheinung bei mehreren Arten der Gattungen *Spermacoce*,

Psychotria, Oldenlandia und *Chiococca* (Fig. 21 a) angetroffen. Gleicher Art ist das Verhältnis bei *Coffea* (V. FABER 1912). Bei *Phyllis* ist eine einzige Embryosackmutterzelle vorhanden, was von DAHLGREN (1927 b) nachgewiesen und von mir (FAGERLIND 1936 c) bestätigt worden ist. Ein einzelliges Archespor tritt auch in den meisten Fällen bei *Cephalanthus occidentalis* und bei *Ixora* auf, doch ist hier bisweilen ausserdem eine akzessorische Archesporzelle vorhanden.

In der Regel entwickeln sich die akzessorischen potentiellen Archesporzellen nie zu Embryosäcken. Möglicherweise kann dies jedoch ganz vereinzelt geschehen. Bei *Bouvardia corymbosa Humboldtii* (Fig. 21 g) und bei *Oldenlandia senegalensis* habe ich nämlich je einen Fall mit zwei jungen Embryosäcken angetroffen, doch können sich diese aus derselben Tetrade angehörigen Sporen entwickelt haben.

Bei sämtlichen untersuchten Rubiaceen liegen die Embryosackmutterzellen direkt unter der Epidermis. Die Angabe V. FABERS, dass das Archespor bei *Coffea* etwa sechs Zellschichten unter der Nuzellarepidermis liegt, ist sicher unzutreffend (vgl. DAHLGRENS Kritik 1927 b).

Deckzellen sind bisher von keinem Forscher bei Rubicaeen angetroffen worden. Sie kommen zweifellos nie vor.

Die Makrosporentetrade. Oben ist gezeigt worden, dass LLOYDS Angabe über ein vollständiges oder oft vorkommendes Fehlen von Zellwänden zwischen den Zellen der Tetrade irrtümlich ist. Ich vermute, dass dasselbe für seine Angabe über fehlende Wandbildung bei *Diodia* und für V. FABERS Resultat, dass bei *Coffea* keine Wandbildung vorkommt, gilt. Bei folgenden von mir untersuchten Rubiaceen: mehreren Galieen, *Bouvardia, Oldenlandia, Phyllis, Cephalanthus, Hoffmannia, Chiococca, Pavetta, Ixora, Psychotria, Leptodermis, Houstonia, Pentas, Manettia, Spermacoce, Richardsonia* und *Putoria,* deren Embryosackbildung dem Normaltypus folgt, ist Wandbildung in Dyade oder Tetrade festgestellt worden (Fig. 21 b—e, 22 a). Die Wandungen sind in diesen sämtlichen Fällen bei Verwendung der oben beschriebenen Technik gut wahrnehmbar. Bei *Crucianella* und *Rubia Olivieri,* die dem *Peperomia*-Schema folgen, sind keine Wände zwischen den Kernen der Tetrade vorhanden, was ja nicht weiter eigentümlich ist.

Bei *Putoria* mit funktionierendem mehrzelligem Archespor kann wie bei den meisten Galieen jede beliebige Spore in jeder beliebigen Tetrade keimen (FAGERLIND 1936 b). Die Sporenkeimung geht hier in derselben Weise wie bei den Galieen vor sich, d. h. durch Makrosporenschläuche. Bei *Phyllis* zeigen sämtliche Sporen in der Tetrade Keimungstendenz (= Vakuolenbildung), aber nur die chalazale keimt, die übrigen degenerieren in verschiedenen Tetraden in verschiedener Reihenfolge (FAGERLIND 1936 c). Bei *Cephalanthus occidentalis* (Fig. 22 b—c) zeigen oft die zwei chalazalen Sporen Keimungstendenz, während die zwei mikropylaren frühzeitig degenerieren. Nur die chalazale Spore vermag zu keimen, ihre Schwesterzelle degeneriert. Bei sämtlichen anderen untersuchten Gattungen zeigt nur die chalazale Spore Keimungstendenz, während die drei anderen früh degenerieren. *Hoffmannia, Manettia, Bouvardia, Psychotria* und *Richardsonia* sind dadurch charakterisiert, dass, wenigstens in den meisten Fällen, schon die mikro pylare Dyadenzelle degeneriert. Dies geschieht auch vereinzelt bei *Houstonia*

Bei *Bouvardia*, der in dieser Hinsicht bestuntersuchten Gattung, kann bisweilen die mikropylare Dyadenzelle eine Teilung vorbereiten, bevor sie degeneriert. So kann z. B. die Degeneration diese Zelle während der Anaphase der Teilung treffen. In seltenen Fällen kann die Zelle auch schon die Teilung vollendet haben. Bei sämtlichen untersuchten Rubiaceen ausser den Galieen keimt die Spore dadurch, dass sie sich terminal verlängert, und oft ist dies von einer Schwellung der ganzen Zelle begleitet. Bei *Spermacoce* (Fig. 22 b), wo die Nuzellarepidermis lange erhalten bleibt, erfolgt zuerst die Keimung in normaler Weise, wenn aber der junge einkernige Embryosack die Nuzellarepidermis erreicht hat, kommt nicht selten ein lateraler Schlauch zur Entwicklung. Dies steht in Übereinstimmung mit dem, was auf S. 225—230 über die Ursache einer Sporenkeimung mit Hilfe von Sporenschläuchen gesagt worden ist.

Die in Handbüchern und referierenden Abhandlungen ständig wiederkehrende Angabe, v. FABER habe bei *Coffea* nachgewiesen, dass stets die mikropylare Spore den Embryosack konstituiert, beruht darauf, dass die betreffenden Verfasser (u. a. SCHÜRHOFF, SCHNARF, PALM) aus leicht verständlichem Anlass v. FABER missverstanden haben. Selbst habe ich nicht Gelegenheit gehabt, *Coffea* embryologisch zu untersuchen, meines Erachtens liegt aber doch die Sache völlig klar. Seine Illustrationen hat v. FABER abwechselnd mit dem Mikropylenende nach oben oder nach unten placiert. Im Texte heisst es bei ihm: »— — — teilt sich die E. M. C. in vier nackte Tochterzellen, wovon die obere zum Embryosack wird. Diese bleibt allein übrig, da die unteren Tochterzellen zugrunde gehen». *Coffea* hat anatropes Ovulum, und mit der oberen Tochterzelle meint v. FABER die Zelle, die im Fruchtknoten nach oben zu liegt, also die chalazalst gelegene und nicht die mikropylare. Dies geht deutlich aus einigen Bemerkungen in v. FABERs Arbeit hervor, z. B.: »im oberen Ende des Embryosackes liegen anfangs die aus den Teilungen hervorgegangenen vier Kerne, wovon drei zu Antipoden — — — werden». In einem späteren Abschnitt wird geschildert, wie der junge Embryosack wächst und die unteren Sporen sowie die unter diesen liegenden Zellschichten verdrängt (v. FABER meinte ja, dass die Embryosackmutterzelle von der Epidermis durch etwa sechs Zellschichten geschieden sei), so dass der Embryosack »zur Zeit der Integumentschliessung direkt oberhalb der Mikropyle zu liegen kommt, von der er nur durch das Dermatogen getrennt wird». Offenbar meint auch v. FABER einen normalen Verlauf zu schildern, er pointiert in keiner Weise, dass hier ein Unterschied von dem bei den Angiospermen normalen Verhältnis vorliegt.

Embryosacktypus (Fig. 21—22). Die Embryosackentwicklung folgt zweifellos bei den meisten Rubiaceen dem Normaltypus. Dieser ist mit Sicherheit konstatiert worden von LLOYD für die meisten Galieen, für *Diodia teres, Richardsonia pilosa* und *Houstonia*, von v. FABER für *Coffea*, von PIERPAOLI für *Putoria* sowie von mir für die meisten Galieen, *Putoria, Phyllis, Pentas, Houstonia, Chiococca, Bouvardia, Oldenlandia, Hoffmannia, Cephalanthus, Pavetta, Leptodermis, Manettia, Spermacoce, Psychotria* und *Richardsonia*. Aus KARSTENs veraltete und mangelhafte (1891) Schilderung kann man kaum (wie SCHNARF es 1931 getan hat), den

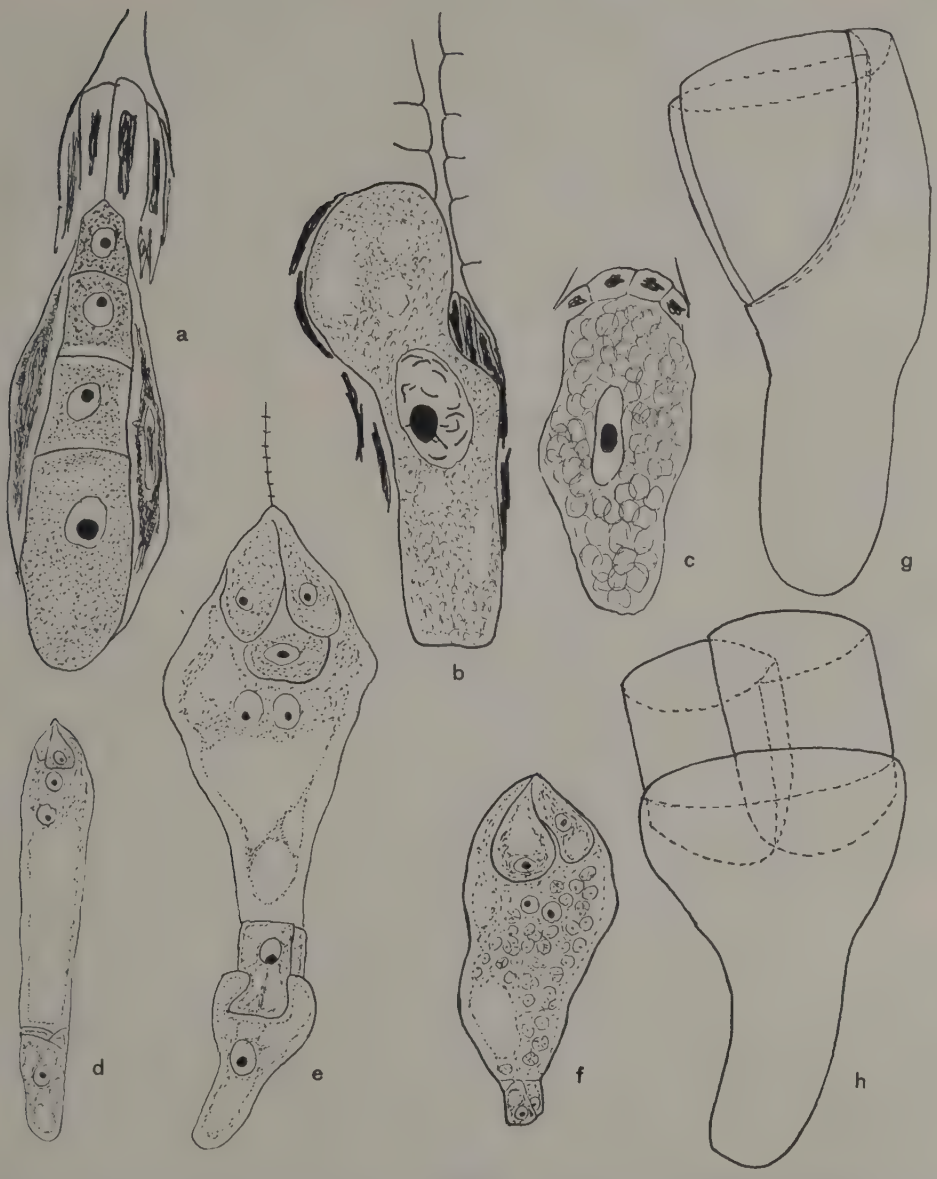


Fig. 22. Die E. S.-Entwicklung bei den Coffeoideen. a Tetrade bei *Spermacoce tenuior*, b E. S. im 1-Kernstadium bei *Spermacoce tenuior* dringt in die Mikropyle hinein, c stärkereicher, einkerniger E. S. bei *Richardsonia pilosa*, d organisierter E. S. bei *Spermacoce tenuior*, e d:o bei *Leptodermis lanceolata*, f d:o bei *Psychotria emetica*, g—h der Bau des Antipodialapparates bei *Leptodermis lanceolata*, schematisch dargestellt.

Schluss ziehen, dass bei *Scyphiphora hydrophyllacea* die Entwicklung dem *Schilla*-Schema folgt. Ebensowenig lassen die von VESQUES (1878, 1879 a, b) gelieferten Angaben Schlüsse zu.

Im vorhergehenden ist gezeigt worden, dass der *Peperomia*-Typus bei allen untersuchten *Crucianella*-Arten und bei *Rubia Oliveri* vorliegt. Vermutlich folgt auch *Diodia virginiana* diesem Schema. LLOYD schreibt: »Whether by divisions this cell (= E. M. C.) divides to form megaspores or not, I can not at present say — — —. To say that a direkt development of the megasporemother-cell into the embryosack takes place, would howewer, in the absence of positive evidense be gratuitous». LLOYD schwebte hierbei offenbar der *Peperomia*-Typus vor, da aber die Embryologie bei *Peperomia* erst 1899—1900 beschrieben wurde (CAMPBELL 1899, 1901, JOHNSON 1900) und LLOYDs Abhandlung 1898—1902 ausgebildet wurde, ist es nicht wunderlich, dass er den Sachverhalt nicht erkannte. Die wechselnde, oft hohe Anzahl Antipoden bei *Diodia virginiana* steht auch in Überinstimmung mit dem *Peperomia*-Typus. LLOYD vermutete, dass diese durch Teilung dreier ursprünglicher Antipoden gebildet worden seien.

Lage und Form des Embryosacks. LLOYD wies nach, dass der Embryosack sich teils in situ entwickeln kann, was bei *Houstonia* und *Richardsonia* der Fall ist, teils nachdem er sich ein gutes Stück in die Mikropyle hinauf erstreckt hat, z. B. bei den Galieen und bei *Diodia*. Nach V. FABER strecken die Embryosäcke sich auch bei *Coffea* in die Mikropyle hinein. Dass bei *Houstonia* die Embryosäcke nicht in die Mikropyle hineindringen können, ist ja klar, da eine solche hier gar nicht vorhanden ist. Doch ist auch bei *Houstonia* eine nicht unbeträchtliche Zunahme des Volumens der Embryosäcke wahrzunehmen, die mit einer Längsstreckung verbunden ist. Diese Längsstreckung entspricht zweifellos der »Wanderung» bei den anderen Typen. Eine strenge Aufteilung der Embryosäcke in solche, die »wandern», und solche, die sich in situ entwickeln, ist daher kaum tunlich. Alle Übergangsstadien kommen vor. LLOYD rechnete *Richardsonia* zu dem Typus, bei dem die Embryosäcke sich in situ entwickeln, aber auch hier erstreckt sich der Embryosack nicht unbeträchtlich in die Mikropyle hinein.

Der plasmatische und der ergastische Inhalt des Embryosacks. Bei Typen, wo das Lumen des Embryosacks selbst klein ist, ist der Embryosack meistens vollständig von Plasma erfüllt. Dies ist bei den Galieen gewöhnlich der Fall. Bei Typen mit mehr angeschwelltem Lumen, wie es ausser bei einer geringen Anzahl *Galieae*-Typen, bei Typen mit sich nicht weit gestreckendem Embryosack gewöhnlich ist, liegt die Plasmaschicht zumeist der Wandung an. Das Zentrum ist dann von einer oder mehreren grossen Vakuolen ausgefüllt.

In dem Embryosack bei *Callipeltis cucullaria* und *Galium tinctorum* beobachtete LLOYD das Vorkommen von Stärkekörnern. Eine stärkeartige Substanz gibt DAHLGREN auch für den Embryosack bei *Coprosma Baueri* an (DAHLGREN 1927 a). Selbst habe ich in keinem Fall Stärkekörner oder Körner einer ähnlichen Substanz bei Galieen angetroffen. Stärkeartige Substanzen in Form von grossen Körnern, oft mit zentralen Spalten, habe ich in oft ungeheuer reichlichen Mengen in dem Embryosack bei *Pentas, Richardsonia, Cephalanthus, Pavetta* und *Psychotria* gesehen (Fig. 21 k, m, o—q, 22 c). Bei den drei ersteren treten die Körner schon früh im einkernigen Embryosack oder, bei *Psychotria* sogar in den Zellen der Dyade auf und sind dann während der ganzen Entwicklung vorhanden. Ob diese Bildungen gewissen Arten oder Gattungen zu-

kommen oder von Typus zu Typus innerhalb derselben Art oder mit verschiedenen physiologischen Zuständen variieren, ist ungewiss; das letztere halte ich für das wahrscheinlichste. Eine solche Variation ist von BRINK (1925) beim Mais festgestellt worden. Bei *Cephalanthus* kommt Stärke auch in den Antipodenzellen vor. Die Stärkekörner sind bei verschiedenen Typen verschieden gross. Den bisherigen Befunden nach weist *Cephalanthus* die kleinsten, *Psychotria* die grössten Körner auf. Stärke in Embryosäcken bei anderen Angiospermen kommt vielleicht gerade selten vor, eine Zusammenstellung der bis dahin bekannten Fälle ist 1927 von DAHLGREN gegeben worden.

Die Antipode. Bei verschiedenen Rubiaceen weist der Antipodialapparat nicht unbedeutende Variationen auf. Die bisher beobachteten Typen werden nachstehend beschrieben.

***Vaillantia*-Typus.** Die Antipode ist lange vital und besteht aus drei Zellen, von denen die oberste extrem lang und die beiden anderen in der Regel klein sind. Die kleinen liegen nebeneinander zwischen der langen Antipode und dem Embryosacklumen. Der Typus ist im Detail in Kap. III A beschrieben. Ausser bei den meisten Galieen findet sich der Typus bei *Putoria* (FAGERLIND 1936 b) und *Diodia teres* (LLOYD).

***Crucianella*-Typus.** Die Antipode ist langgestreckt und besteht aus einer grossen Anzahl Zellen mit 11 Kernen, die dadurch entstanden sind, dass die Embryosackentwicklung dem *Peperomia*-Typus folgt. Zu diesem Typus gehören die Antipoden bei *Crucianella, Rubia Oliveri* und möglicherweise *Diodia virginiana.* Bei *Crucianella* kann jedoch die Kernanzahl kleiner sein und bei *Rubia* grösser, siehe Kap. III B. Bei *Crucianella* ist die Antipode nur kurze Zeit vital, bei *Rubia* etwas länger und bei *Diodia* eine lange Zeit hindurch. Antipoden, die an diese erinnern, sind von LLOYD für *Asperula montana* und von PIERPAOLI für *Putoria* beschrieben worden; indessen glaube ich, wie schon erwähnt (Kap. III B), dass hier eine Fehldeutung vorliegt.

***Phyllis*-Typus.** Die Antipode ist ursprünglich dreizellig und dreikernig. In diesem Stadium liegen die Zellen der Antipode so wie oft bei den Galieen, eine untere, ungeheuer lange und zwei kleinere nebeneinander zwischen der unteren Antipode und dem Embryosacklumen. Die untere Antipode wird schliesslich 8-kernig, die beiden oberen werden 4-kernig, alle drei Zellen schwellen beträchtlich an. Die Antipode ist sehr beständig. Ein detaillierter Bericht über die Verläufe wurde von FAGERLIND (1936 c) gegeben. Der *Phyllis*-Typus ist wohl als eine Weiterentwicklung des *Vaillantia*-Typus zu betrachten, die Ähnlichkeit in Form und Ausbildung ist ja augenfällig (vgl. vor allem LLOYDs Fig. 8: 3).

***Richardsonia*-Typus** (Fig. 21 h—j, l—n, 22 d, f), Drei Antipoden sind vorhanden. Sie sind ungefähr gleich kräftig entwickelt, liegen meistens symmetrisch nebeneinander und sind von geringer Beständigkeit. Der Typus findet sich bei *Richardsonia pilosa* (LLOYD), *Houstonia* (LLOYD, bestätigt von FAGERLIND), *Psychotria, Spermacoce, Manettia, Pentas, Pavetta, Chiococca* und *Bouvardia.*

***Leptodermis*- und *Cephalanthus*-Typus** (Fig. 22 e, g—h, 21 k, o—q). Diese instabilen Typen treten bei *Leptodermis* bzw. *Cephalanthus* auf. Sie stellen in

gewisser Weise ein Mittelding zwischen dem *Vaillantia*- und dem *Richardsonia*-Typus dar. Bei *Leptodermis* ist die untere Antipode bedeutend grösser als die übrigen und umfasst diese auf die eine oder andere Weise; bisweilen können auch die drei Zellen nebeneinander liegen und sind dann ungefähr gleich stark ausgebildet. Bei *Cephalanthus* variieren die Antipoden nach Lage und Form und umfassen oft einander. Die Antipoden bleiben bei diesen beiden Gattungen recht lange erhalten, aber nicht so lange wie bei dem *Vaillantia*-Typus.

Das Endosperm (Fig. 23 a, h—i). Das Endosperm ist bei den Rubiaceen durchgehends nuklear. Bei den Galieen und bei *Putoria* entwickelt sich das Endosperm in Übereinstimmung mit HEGELMAIERS endogenem Typus. Anlegung des Endosperms in Form eines Wandbelags ist beobachtet worden von LLOYD bei *Richardsonia, Diodia, Houstonia,* von mir bei *Phyllis, Bouvardia, Oldenlandia, Richardsonia* und *Psychotria* und von V. FABER bei *Coffea*. In dem Wandbelag treten dann Wände auf. Das zellulare Endosperm füllt allmählich das ganze Embryosacklumen aus. Danach kommt es bei einigen der angeführten Gattungen zu einem sehr eigentümlichen Prozess, dessen Schilderung mir nur möglich ist durch eine Kombination von Angaben bei LLOYD und bei V. FABER sowie von eigenen Beobachtungen (es ist nämlich in den Gewächshäusern sehr schwer, spätere Stadien der Entwicklung der Samenanlage zu erhalten).

Eine Anzahl Zellen im Endosperm unmittelbar unter dem Embryo nehmen beträchtlich an Grösse zu. Dies wird von LLOYD für *Diodia virginiana* (LLOYD Fig. 13: 18) angebildet und von ihm für *Richardsonia* folgendermassen geschildert: »... there appear at the apex of the embryo certain very much enlarged cells of endospermic origin, which nuclei considerably greater than those of the rest of the endosperm cells». Dies stellt, wie ich vermute, den Beginn des Abbaus der zentralsten Teile des Endosperms dar, wie ich ihn für *Phyllis* (FAGERLIND 1936 c) beschrieben habe. Einen solchen Abbau habe ich für *Richardsonia, Psychotria* und *Phyllis* festgestellt. Bei diesen Typen dringt also der Embryo in eine im Zentrum des Endosperms bereits befindliche Lakune, das zentrale Endosperm ein, welche Lakune von einer vermutlich nährstoffreichen Flüssigkeit und mehr oder weniger voneinander freien Balken von in Auflösung befindlichen Zellstoffwänden ausgefüllt ist. Zweifellos ist diese Lakune identisch mit der dunklen Linie im *Coffea*-Endosperm, auf die MARCHAND (1864) zuerst aufmerksam gemacht hat. Ob alle Rubiaceen, die in ihrer Endospermentwicklung HEGELMAIERS allseitig peripherem Typus folgen, eine solche zentrale Lakune haben, lässt sich noch nicht mit Sicherheit sagen.

Die zentrale Lakune ist demnach auf eine ganz andere Weise als die in dem Angiospermenendosperm gewöhnliche Endospermspalte (siehe oben) entstanden.

Eine grosse Anzahl Rubiaceen haben ein sog. ruminates Endosperm. Nur bei *Psychotria* ist es mir möglich gewesen, zu einer Vorstellung davon zu gelangen, wie dieses gebildet wird. Da mir nur eine geringe Anzahl junger Früchte zur Verfügung gestanden hat, ist eine Detailbeschreibung unmöglich. Sogleich nach der Befruchtung beginnen auf der ganzen Oberfläche des Ovulums hier und

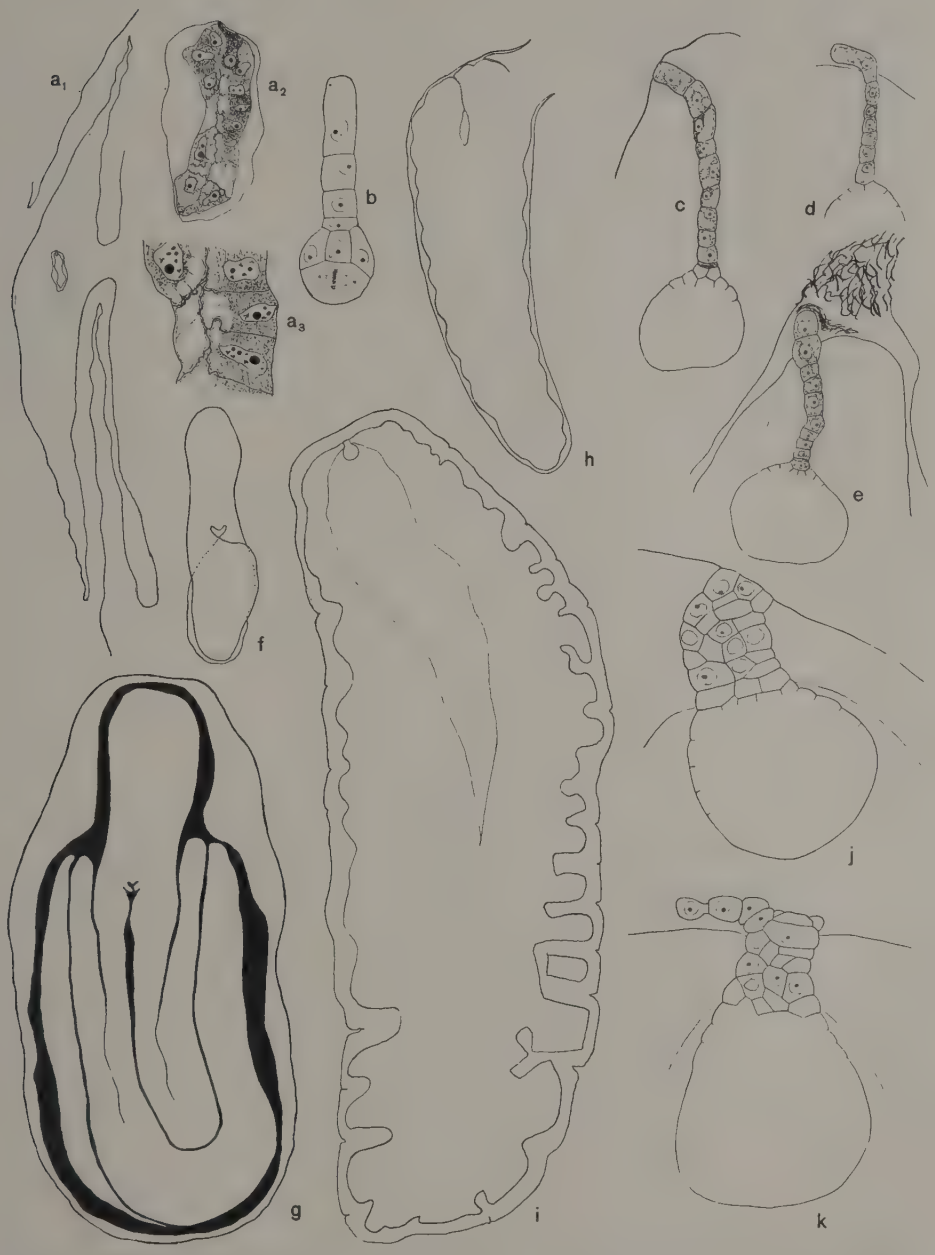


Fig. 23. Embryo- und Endospermentwicklung bei *Rubiaceae.* a *Bouvardia leiantha,* b *Oldenlandia,* c—g Embryo bei *Leptodermis lanceolata,* h—i die Entwicklung des ruminaten Endosperms bei *Psychotria emetica,* j Embryo bei *Psychotria emetica,* k abnorm etwickelter Embryo bei *Richardsonia pilosa.*

da in einigermassen regelmässigen Abständen Ausbuchtungen des Ovulumgewebes stattzufinden. Sowohl auf Quer- wie auf Längsschnitten weist daher die Ovulumoberfläche in diesem Stadium eine schöne Wellenlinie auf. Die Wellenbildung erscheint am frühesten an der Aussenseite des Ovulums, gleich danach auf der der Scheidewand zugekehrten Oberfläche. Die Ausbuchtungen nehmen dann beträchtlich nach aussen hin zu, nehmen unregelmässige Formen an und werden gegeneinander und gegen die innere Wand des Fruchtfachs gepresst. Inzwischen hat das Endosperm sich zu entwickeln begonnen. Das Endosperm dringt in alle diese Ausbuchtungen ein, die es schliesslich ganz ausfüllt (fig. 23 i). Dass wirklich die Ovulumausbuchtung das Primäre ist, und dass also das Endosperm während seiner Entwicklung nicht das Ovulumgewebe vor sich herschiebt, geht aus der Entwicklung und noch deutlicher aus der Tatsache hervor, dass, wenn das Endosperm aus irgendeiner Ursache in frühem Stadium vollständig degeneriert ist, die Ovulumoberfläche trotzdem sich in der beschriebenen Weise entwickelt (Fig. 23 h). Das ruminate Endosperm von *Psychotria* ist demnach seiner Entwicklung nach völlig verschieden von dem ruminaten Endosperm, das MAURITZON (1934 c) für *Biophytum* beschrieben hat. Bei dieser letzteren kamen die Falten des Endosperms dadurch zustande. dass die innere Schicht des Integuments gefaltet wurde und diese Falten dann in das Endosperm eindrangen. Auf diese Weise soll auch die Bildung des ruminaten Endosperms bei den *Myristicaceae, Palmeae* und *Anonaceae* (Voigt 1885/86, 1888) erfolgen. Auf eine dritte Weise scheint, wenn HEGELMAIERS (1886) Schilderung richtig ist, die Rumination bei *Hedera helix* zu geschehen. Hier soll dass Endosperm Fortsätze in das Integumentgewebe hinein bilden. Jüngere Stadien zeigen ähnliche Ausbuchtungen an der Aussenseite des Integuments. Später ist jedoch die äussere Rumination des Integuments weniger ausgeprägt als die des Endosperms. Die Übereinstimmung zwischen der Rumination des *Hedera-* und des *Psychotria*-Endosperms ist jedoch augenfällig; wenn dagegen bei *Hedera* die Ausbuchtung des Integuments das Primäre ist, was vielleicht nicht ganz ausgeschlossen ist, so ist die Übereinstimmung eine vollkommene. Dies ist von Wert im Hinblick auf die behauptete Verwandtschaft zwischen dem *Umbelliflorеae* und den *Rubiales*.

Durch die Faltenbildung im Endosperm von *Psychotria* wird die Oberfläche des Endosperms enorm vergrössert. Auf eine ganz andere Weise wird eine Vergrösserung von Endosperm und Ovulumoberfläche ja auch bei den Galieen, speziell bei der *Galium*-Sektion *Cruciata,* erhalten (siehe Kap. IV A). Eine enorme Vergrösserung der Ovulumoberfläche nach der Befruchtung beschrieb LLOYD für *Diodia pilosa*. Der »chalazale» Teil des Ovulums wächst ausserordentlich stark nach hinten an und biegt sich über die Strophiola hinab hinter den Funikulus. Dasselbe findet, aber vielleicht nicht in so ausgesprochenem Grade, bei *Richardsonia* und den *Spermacoceae* statt. Ob das Endosperm nachfolgt, wird von LLOYD nicht nachgewiesen. Ich selber habe auch nicht Gelegenheit gehabt, diese Frage zu entscheiden. Auf eine ähnliche Weise, aber verbunden mit einem unregelmässigen Auswachsen der äusseren Peripherie der abgeplatteten, der Scheidewand zugekehrten Oberfläche des Ovulums, muss bei *Coffea* das eigentümliche sekundäre Wachstum geschehen, das zur Ausformung der eigentümlichen Gestalt der

Kaffeebohne führt. Der Verlauf ist von MARCHAND (1864) und HANAUSEK (1895) beschrieben worden. Bei *Coffea* werden alle diese »Winkel und Ecken» von dem Endosperm ausgefüllt. Es scheint mir klar, dass das sekundäre Wachstum des Ovulums und die damit Hand in Hand gehende Zunahme der Endospermoberfläche bei *Coffea, Diodia, Richardsonia* und *Spermacoce* den Prozessen entsprechen, die in Kap. IV A für das *Galieae*-Endosperm beschrieben worden sind, obwohl die Prozesse bei den ersteren mehr asymmetrisch verlaufen.

Der Embryo (Fig. 23). In einem früheren Kapitel sind die Suspensorhaustorien und der wenigstens in der Regel einreihige Suspensor bei den Galieen beschrieben worden. Die Galieen sind die einzige Rubiaceengruppe, bei der innere Suspensorhaustorien vorhanden sind. Einen einreihigen längeren oder kürzeren Suspensor haben ausser den Galieen *Putoria* (PIERPAOLI 1917, FAGERLIND 1936 b), *Diodia, Houstonia, Richardsonia, Oldenlandia* und *Pentas*. Ein kurzer mehrreihiger Suspensor ist bisher nur bei *Phyllis* (FAGERLIND 1936 c), *Psychotria* und als eine Abnormität bei *Richardsonia* angetroffen worden. Bei *Leptodermis* und *Richardsonia* wird, bei der ersteren oft, bei der letzteren seltener, eine Entwicklung des Suspensors beobachtet, die als eine Tendenz gedeutet werden kann, ein äusseres Suspensorhaustorium zu bilden. Fig. 23 c—d zeigt so, dass der Suspensor sich in eine hier in Auflösung befindliche Partie um die Mikropyle herum hinaberstreckt. Fig. 23 k zeigt einen abnormen Embryo bei *Richardsonia;* dieser Embryo hat ein äusseres Suspensorhaustorium, wie dies allerdings bisweilen auch bei normal gestalteten *Richardsonia*-Embryonen der Fall ist.

Bei *Leptodermis* drehen sich frühzeitig die Keimblätter umeinander (Fig. 23 f—g), was zur Folge hat, dass sie in älteren Stadien, wo die Drehung offenbar einen mehr extremen Grad erreicht hat, mehrmals von dem Messer getroffen werden. Diese Gestaltung der Keimblätter habe ich anderwärts in der Familie nicht angetroffen, es haben mir aber auch ältere Embryonalstadien nicht in grösserer Menge zur Verfügung gestanden.

In dem Keimblattfalten bei *Leptodermis* habe ich ein Paar kleine blattanlagenähnliche Bildungen gefunden. Möglicherweise sind sie identisch mit den »drüsenartigen Bildungen», die BERWICK (1893) in den Kotyledonarfalten bei einigen *Galium*-Arten, bei *Asperula, Sherardia, Borreria, Callipeltis, Phyllis, Spermacoce, Vaillantia* und *Crucianella* angetroffen hat.

Polyembryonie ist von mir bei *Galium* und *Asperula* und von HANAUSEK bei *Coffea* (1895) beobachtet worden. In keinem Falle ist es näher bekannt, wodurch sie bedingt ist. Wenigstens für die Galieen ist es wahrscheinlich, dass es sich um mehrere befruchtete Embryosäcke in einem und demselben Ovulum handelt.

KAPITEL VI.

Können die Verschiedenheiten der Ovulum- und Embryosackentwicklung bei den Rubiaceen als systematisches Merkmal verwertet werden?

Durch Berücksichtigung der Anzahl Samenanlagen pro Fruchtfach wurde die Einteilung in *Cinchonoideae* und *Coffeoideae* erhalten. Die Coffeoideen werden, je nachdem sie hängende oder aufrecht stehende Samenanlagen haben, eingeteilt in *Guettardinae* und *Psychotriinae*. Bei den Coffeoideen kommt eine mehr oder weniger ausgebildete Strophiola (= Obturator) in sämtlichen *Guettardinae*-Sektionen vor. Bei den *Psychotriinae* zeigen eine Strophiola die *Ixoreae*, *Psychotrieae*, *Paederieae*, *Anthospermeae* und *Spermacoceae*. Bei den *Galieae* fehlt eine Strophiola vollständig und für *Morindeae* und *Coussareae* sind keine Angaben erhältlich gewesen. Was die Cinchonoideen betrifft, so liegen keine Angaben über das Vorkommen einer Strophiola für die ganze Untersektion *Cinchoninae*, bis auf eine Ausnahme, und für die ganze Sektion *Gardeniinae-Mussaendeae* vor. Von *Gardeniinae-Gardenieae* haben offenbar eine Strophiola die Gattungen *Canephora*, *Tricalysia*, *Amajoua* und vielleicht *Thieleodoxa*. Die Ausnahme bei den *Cichoninae* bildet die Gattung *Cephalanthus* in der Sektion *Naucleeae*, bei der eine wohlausgebildete Strophiola vorhanden ist. Aber gerade bei dieser Gattung ist man zweifelhaft gewesen, ob sie zu *Naucleeae* oder zu *Coffeoideae*, Sektion *Guettardeae* zu stellen sei, die gewöhnlichsten Arten der Gattung haben nämlich nur eine Samenanlage in jedem Fruchtfach. SCHUMANN stellt sie jedoch zu den *Naucleeae*: »Die Gattung hat durch die einzelnen Samen in jedem Fache eine entschiedene Hinneigung zu den *Guettardeae*. Durch die von mir nachgewiesene Art (= *C. coriaceus* K. Sch.) mit mehreren Samen wird die Verbindung mit den übrigen *Naucleeae* wieder fester.» Der Nachweis der wohlausgebildeten Strophiola bei *Cephalanthus* stellt jedoch wiederum die Gattung (und die ganze Sektion?) in die Nähe der *Guettardeae* und *Chiococceae*.

Ob der Entwicklungstypus von Integument und Nuzellus systematische Bedeutung hat, ist vorläufig ungewiss. Ich weise jedoch auf den Zusammenhang *Putoria-Galieae* und *Bouvardia-Oldenlandia-Houstonia* hin.

Das als mehrzellig funktionierende Archespor bei *Galieae* und *Putoria* sowie der Antipodentypus bei *Galieae* und *Phyllis* deuten auf einen Zusammenhang zwischen den *Anthospermeae* und *Galieae*. Der Embryosacktypus scheint nicht als systematisches Merkmal verwendet werden zu können.

Die systematische Bedeutung des Endosperms zu beurteilen, ist gegenwärtig nicht leicht. Das endogene Endosperm verbindet *Putoria* und *Galieae*. Die Ausbreitung der Differenzierung in zentrales und peripheres Endosperm ist noch nicht genügend bekannt, um ihre Bedeutung für die Einteilung der Familie beurteilen zu können. Ein ruminates Endosperm scheint bei den Cinchonoideen vollständig zu fehlen, bei den Coffeoideen kommt es anscheinend hier und da vor. Die *Guettardinae-Albertcae* haben wenigstens eine Gattung mit ruminatem Endosperm, nämlich *Polysphaeria*. Schwach ruminiert ist das Endosperm bei *Plectronia* in der Sektion

Guettardinae-Vanguerieae, für die *Guettardinae*-Sektionen *Knoxieae, Guettardeae* und *Chiococca* liegen keine Angabe über ein ruminates Endosperm vor. Innerhalb der *Psychotriinae* scheinen nur *Ixoreae* und *Psychotrieae* Gattungen mit Rumination zu haben. Bei den *Ixoreae* scheint nur eine so beschaffene Gattung vorhanden zu sein, nämlich *Rutidea,* bei den *Psychotrieae* dagegen mehrere: Bilder mit ruminatem Endosperm werden von SCHUMANN für die Gattungen *Psychotria, Grumilea* und *Pagamea* geliefert.

Vielleicht hat auch die Entwicklung des Suspensors systematische Bedeutung. Innere Suspensorhaustorien kommen, soweit bekannt, nur bei den Galieen vor. Die Bedeutung des mehrreihigen Suspensors kann nicht beurteilt werden.

Wie aus dem Obigen zu ersehen ist, sind mehrere embryologische Tatsachen vorhanden, die bei der Beurteilung der phylogenetischen Entwicklung innerhalb der Familie wohl Verwendung finden können. Doch bewirkt die geringe Kenntnis, die wir von der Familie in embryologischer Hinsicht haben, dass eine Einteilung, bei der auch diese Tatsachen Berücksichtigung finden, noch nicht vorgenommen werden kann. Es ist daher wünschenswert, dass die Familie *Rubiaceae* auch weiterhin zum Gegenstand embryologischer Studien gemacht wird. Ich selbst hoffe, in Zukunft Gelegenheit zu erhalten, weitere derartige Untersuchungen auszuführen. Bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens die Verwandtschaft zwischen den Rubiaceen und anderen Pflanzenfamilien zu diskutieren, ist zwecklos. Ähnliche Diskussionen über andere Familien haben auch in der Regel geringe Resultate ergeben. Der Zusammenhang zwischen *Rubiales* und *Umbellifloreae* wird von HÅKANSSON (1923) kurz behandelt.

ZWEITER TEIL.

Zytologische Studien.

KAPITEL I.

Einige Chromosomenzahlen.

Als ich 1934 eine Liste über die Chromosomenzahlen für einige Rubiaceen veröffentlichte, lag bereits eine solche von HOMEYER (1932) aufgestellte vor. Diese letztere hat HOMEYER später (1935) durch eine ganze Reihe neuer Angaben ergänzt. Für die Gattung *Coffea* ist durch KRUG (1934, 1936) unser Wissen höchst beträchtlich erweitert worden. Durch eine Reise nach Kew sowie nach verschiedenen Instituten auf dem Kontinent ist es mir möglich gewesen, Material von tropischen Rubiaceen zu beschaffen. Durch Vermittlung des Bergianischen Gartens sind aus verschiedenen botanischen Gärten Samen vor allem von *Galieae*-Vertretern erhalten worden. Es ist mir daher nunmehr möglich, noch weitere Beiträge zur Kenntnis der Chromosomenzahlen bei den Rubiaceen zu liefern. Bei dem Gewächshausmaterial sind die Bestimmungen nur bezüglich der Gattung kontrolliert und gegebenenfalls korrigiert worden. In nur einigen wenigen Fällen ist es mir möglich gewesen, auch die Richtigkeit der Artnamen zu kontrollieren. Für die Richtigkeit der Artnamen bei den tropischen Rubiaceen muss ich demnach alle Verantwortung ablehnen und sie den betreffenden botanischen Gärten überlassen. Auch wenn die Garantie für die Richtigkeit der Artnamen somit nicht absolut ist, hat es ja doch sein Interesse, die Chromosomenzahlverhältnisse bei den Gattungen zu kennen. Was die von mir studierten Galieen betrifft, so sind in sämtlichen Fällen die Bestimmungen kontrolliert und eventuelle Neubestimmungen vorgenommen worden. Bezüglich der systematischen Einteilung in der Chromosomenliste folge ich SCHUMANN.

Aus den Tabellen geht hervor, dass bei den Rubiaceen verschiedene Grundzahlen vorhanden sind, und dass die Polyploidie oft stark hervortritt.

Die vorherrschende Grundzahl ist 11 (Tabelle IV). Sie ist in 13 der 15 untersuchten Sektionen angetroffen worden. Die zwei Ausnahmen bestehen aus den *Oldenlandieae* unter den Cinchonoideen und der *Spermacoceae* unter den Coffeoideen. Möglich ist ja, dass weitere Studien ergeben würden, dass die Grundzahl 11 auch bei diesen vorhanden ist. Bei den Coffeoideen ist sicher die Grundzahl 11 die primäre, die *Spermacoceae* ist ja in keiner Weise als eine der ursprünglichsten *Coffeoideae*-Sektionen anzusehen, ihre Grundzahl 14 dürfte dem-

Tabelle II.

Die bekannten Chromosomenzahlen in der Familie **Rubiaceae.**

	n	2n	Auktor	Einsammlungsort
Cinchonoideae-Cinchoninae				
Condamineae				
Portlandia				
grandiflora L.		22?	F.	Kew c. (= kultiviert)
Oldenlandieae				
Oldenlandia				
capensis L.	18		HAGERUP 1932, F.	Timbuktu
senegalensis HIERN.	9		HAGERUP 1932, F.	Timbuktu
Houstonia				
coerulea L.	18 (reichlich mit Polyvalenten kommen vor, laut STEVENS 1912 n = 16).		F.	München c.
Pentas				
carnea BENTH.		20	F. 34, H 32 & 35, F.	Bergianum, Kew c.
coccinea STAPF.		20	F.	Kew c.
oncostipula K. SCHUM.		20	F.	Kew c.
Rondeletieae				
Rondeletia				
amoena HEMSL.		za. 40	F.	Bonn c.
cordata BENTH.		za. 40	F.	Kew c.
erythroneura KARST.		za. 40	F.	Kew c.
latifolia OERST.		44	F.	Kew c.
odorata JACQ.		44	F.	Kew c.
sp.		44	F.	Brüssel c.
Cinchoneae				
Cinchona				
Calisaya WEDD.		za. 40	F.	Kew c.
Ledgeriana MOENS		za. 40	F.	Kew c.
succirubra PAV.		40—44	H 35	
Hymenodictyon				
excelsum WALL.		22	F.	Kew c.
Bouvardia				
coccinea A. RICH.		72?	F 36	Experimentalfältet, Stockholm c.
corymbosa f. *Humboldtii* hort.	18	36	F 34, 36	Experimentalfältet c.
hybrida f. *Brillianth* hort.		36	F 36	»
» f. *Hogardt* hort.		36	F 36	Kew. c.
» f. *Pres. Garfield* hort.		36	F 36	Experimentalfältet c.

	n	2n	Auktor	Einsammlungsort
hybrida f. *Rosalinde* hort.	18		F 36	Experimentalfältet c.
» f. *The Bride* hort.		36	F.	Kew c.
» klarroter Typ	18		F 36	In Stockholm abgeschnitten eingekauft
leiantha BENTH.		72?	F 36	Bonn c.
Manettia				
coccinea GRISEB.		unter 40	F.	Kew c.
inflata SPRAGUE		unter 40	F.	Kew c.
Exostemma				
subcordatum KRUG et URB.		22	F.	Kew c.
Luculia				
Pinceana HOOK.		44	F.	Kew c.
Naucleeae				
Cephalanthus				
occidentalis L.		44	F.	Bonn c., Brüssel c.
Sarcocephalus				
Diderrichii WILDEM.		44	F.	Brüssel c.
esculentus AFZEL.		44	F.	Kew c.
Cinchonoideae-Gardeniinae				
Mussaendeae				
Mussaenda				
erytrophylla SCH. et TH.		22	F.	Kew c.
frondosa L.		22	F.	Kew c.
luteola DELILE		za. 22	F.	Kew c.
pentasemia C. E. G. FISCHER		22	F.	Kew c.
stenocarpa HIERN.		za. 70	F.	Brüssel c.
Pentagonia				
Tinajita SEEM.		za. 40	F.	Kew c.
Gardenieae				
Leptactinia				
Mannii HOOK. f.		22	F.	Brüssel c.
Burchellia				
capensis R. PR.		über 40	F.	Kew c.
Randia				
dumetorum LAM.		22	F.	Kew c.
longiflora LAM.		22	F.	Brüssel c.
maculata DC.		22	F.	Kew c.
Gardenia				
florida L.		22	F 34	Experimentalfältet
intermedia hort.		22	F.	Kew c.

	n	2n	Auktor	Einsammlungsort
jasminioides ELL.		22	F.	Kew c.
spatulifolia STAPF et HUTCHINSON		22	F.	Kew c.
Thunbergia L. f.		22	F.	Bergianum c.
Posoqueria				
Cookei		34	F.	Kew c.
longiflora ROXB.		34	F.	Kew c.
Hamelia				
patens JACQ.		24	F.	Brüssel c.
Catesbaea				
latifolia LINDBL.		24	F.	Hamburg c.
Hoffmannia				
discolor HOOK. f.	24		F.	Brüssel c.
Ghiesbreghtii BENTH. et HOOK.		48	F.	Kew c., Hamburg c.
» f. *variegata*		48	F.	Kew c.
refulgens HEMSL.	24	48	H 35, F.	Bonn c.
regalis HEMSL.	24		H 35	
Roezlii hort.		48	F.	Kew c.
Coffeoideae-Guettardinae				
Vanguerieae				
Vangueria				
acutiloba ROBYNS		44	F.	Kew c.
edulis VAHL.		44	F.	Kew c., Brüssel c.
Chiococceae				
Chiococca sp.		44	F.	Bergianum c.
Coffeoideae-Psychotriinae				
Ixoreae				
Coffea				
abeokutae CRAMER		44	F.	Kew c.
arabica L.		22	H 32, 35	
arabica L.		44	F 34, KRUG 34, F.	Bergianum, Kew, Hamburg u. Brüssel c.
arabica f. *amarella*		44	Krug 1934	
» f. *Bourbon*		44	D:o	
» f. *de la Jamaique*		44	F.	Kew c.
» f. *laurina* SMEATHM.		44	KRUG 1934	
» f. *Maragogipe*		44	D:o, F.	Kew c.
» f. *Nacional*		44	KRUG 1934	
Bengalensis ROXB.		22	F.	Kew c.
canephora PIERRE		22	KRUG 1934	
» f. *Kwilonensis* PIERRE		22	F.	Brüssel c.
» f.		22	F.	D:o
congensis FROEHN.		22	Krug 1934	
Dewevrei WILDEM. et TH. DUR.		22	F.	Kew c.

	n	2n	Auktor	Einsammlungsort
excelsa CHEVAL.		22	KRUG 1934, F.	Kew c.
liberica BULL.		22	F.	Kew c., Hamburg c.
Mauritiana LAW.		20?	F.	Kew c., Hamburg c.
robusta LINDEN		22	F.	Kew c.
» v. *Quillon* WESTER		22	F.	Kew c.
semiexcerta COLEBR.		22	H 32, 35	
stenophylla G. DON.		22	F.	Kew c.
Pavetta				
abyssinica FRESEN		22	F.	Kew c.
caffra L. f.		22	F.	Kew c.
gardeniaefolia HOCHST.		44	F.	Kew c.
indica L.		22	H 35, F.	Hamburg c.
» v. *tomentosa* K. et W.		22	F.	Hamburg c.
obovata E. MEY.		22	F.	Kew c.
Ixora				
acuminata ROXB.		22	F.	Kew c.
amabilis hort.		22	F.	Kew c.
chinensis LAM.		22	F.	Kew c.
coccinea L.		22	F.	Kew c., Hamburg c.
congesta ROXB.		22	F.	Kew c.
Dixoniana		22	F.	Kew c.
Fraserii hort.		22	F.	Kew c.
hybrida f. *Prince of Orange* hort.		22	F.	Kew c.
Kewensis		22	F.	Kew c.
lutea HUTCHINSON		22	F.	Kew c.
machrothyrsa VAL.		22	F.	Kew c.
oculata		22	F.	Kew c.
plumea RIDLEY		22	F.	Kew c.
radiata HIERN.		22	F.	Kew c.
Schawii hort.		22 (44)	F.	Bonn c.
spectabilis WALL.		22	F.	Kew c.
splendida ANDRÉ		22	F.	Kew c.
stricta ROXB.		22	F.	Brüssel c.
» f. *alba*		22	F.	Kew c.
undulata ROXB.		22	F.	Kew c.
Westii J. HUDSON		22	F.	Kew c.
Psychotrieae				
Psychotria				
africana		44	F.	Kew c.
bacteriophila VAL.		22	H 35, F.	Hamburg c.
brasiliensis VELL.		22	F.	Brüssel c.
emetica L. f.		22	H 35, F.	Kew c.

	n	2 n	Auktor	Einsammlungsort
hirtella OLIVER		22	F.	Kew c.
undulata MIQ.		22	F 34	Bergianum c.
Uragoga				
Ipecacuanha (WILLD.) BAILL.		22	F.	Kew c., München c.
peduncularis SCHUM.		22	F.	Kew c., Brüssel c.
Hydnophytum				
formicarum JACK		44	H 35, F.	Bonn c., München c.
Myrmecodia				
echinata GAUD.		44	F.	Bonn c.
echinata GAUD.		88	H 35	
platyrea BECC.		44	H 35	
Paederieae				
Leptodermis				
lanceolata WALL.		über 60	F.	Padowa c.
pilosa DIELS.		44	F.	Kew c.
Anthospermeae				
Phyllis				
nobla L.		22	F 34	Bonn c.
Serissa				
foetida CONMERC.		22	F.	Bonn c.
Nertera				
depressa BANKS et SOL.		44	H 35, F.	In Stockholm eingekauft
Coprosma				
acerosa A. CUNN.		44	F.	Bonn c.
Bauerii ENDL.		44	H 35, F.	Bonn c., Hamburg c.
Cunninghamii HOOK. f.		44	F.	Hamburg c.
lucida FORST.		44	H 35, F.	Bonn, Hamburg c.
robusta RAOUL.		44	F.	Hamburg c.
Putoria				
calabrica (L. f.) PERS.	11		F 36	Ragusa
Spermacoceae				
Richardsonia				
pilosa H. B. et K.	14	28	F.	
scabra L.		28	F.	
Spermacoce				
tenuior GAERTN.	14	28	F 34, F.	
Galieae				
Siehe die nächste Tabelle!				

Tabelle III.

Die bekannten Chromosomenzahlen bei **Coffeoideae-Psychotriinae-Galieae.**

	n	2n	Auktor
Sherardia			
arvensis L.	11	22	H 32, F 34
Crucianella			
Sektion ***Perennes***			
glauca A. RICH.		22	F.
» v. *gilanica* (TRIN) K. SCHUM.		22	H 32
maritima L.	11	22	H 32, F.
Sektion ***Annuelles***			
aegyptiaca L.		22	F 34
angustifolia L.	11	22	F 34, F.
»	22		H 35
chlorostachys FISCH. et MEY.	11	22	H 32, F 34
filifolia REGEL et SCHMALH.		22	F.
graeca BOISS.	11	22	F 34
herbacea FORSSK.	11[1]		(LLOYD 1902)
imbricata BOISS.	11		F 34
latifolia L.	22	44	H 32, F 34
macrostachya BOISS.	11[1]		(LLOYD 1902)
Sintenisii BORNM.	11		H 32, F.
Phuopsis			
stylosa BENTH. et HOOK.	10	20	F 34, F.
»	11		H 32, 35
Asperula			
Sektion ***Cruciana***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Crucianelloides***			
molluginoides REICHB.	10	20	F 34, F.
Sektion ***Sherardiana***			
azurea JAUB. et SPACH	11	22	H 32, F 34
setosa JAUB. et SPACH	11	22	F 34, H 35
Sektion ***Trichodes***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Cynanchica***			
arcadiensis SIMS.	11		F.
aristata L. f.		44	F 34

[1] Die beiden Zahlen wurden von HOMEYER 1935 ohne Nachuntersuchung nach den Angaben von LLOYD korrigiert.

	n	2n	Auktor
Beckiana DEGEN		44	F.
capitata KIT.		44	F.
ciliata ROCH.		44	F 34
cynanchica L.	22	44	H 32, F 34
» v. *montana* WILLD.		22	H 32
glauca (L.) BESS.	11	22	F.
»	22	44	F 34, F.
hexaphylla ALL.	22		H 32, F.
hirta RAMOND	11		F 34
Neilreichii BECK.		22	F 34
nitida SIBTH. et SM.	22	44	H 32, F 34
odorata L.	22	44	H 32, F.
rivalis SIBTH. et SM.		22	F.
taurina L.	11	22	H 32, F 34
tinctoria L.		44	F 34, F.
Galium			
Sektion ***Ceratogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Eugalium***			
cinereum ALL.		44	F.
firmum TAUSCH (= *aurcum* VIS.)	11	22	F 34
flavescens BORB.	11		H 32
flavicans BORB.	11	22	F.
»	22	44	F.
Kitaibelianum SCHULT.	11	22	F.
laevigatum L. (= *aristatum* L., *polonicum* BLOCKI)	22	44	F 34, F.
»	33[1]		H 35
»	za. 88/2	88	F.
lucidum ALL. (= *corrudaefolium* VILL.)	11	22	H 32, F 34, F.
»	22	44	H 32, F 34, F.
lucidum × *Mollugo* F_1		44	F.
Mollugo L.	11	22	F 34, F.
»	22	44	H 32, H 35, F 34, F.
»		44+1 f.	
»		45	F 34
»	za. 55/2	55	F.
»	33	66	F 34, F.
» f. *elatum* (THUILL.) HAYEK	11	22	H 32, F 34, F.

[1] Weil HOMEYER zwischen *Galium silvaticum*, *laevigatum* und *Schultesii* nicht zu unterscheiden scheint, ist es nicht sicher, dass hier wirklich *Galium laevigatum* gemeint ist; möglicherweise meint er *Galium Schultesii*.

	n	2n	Auktor
Mollugo f. *elatum* (THUILL.) HAYEK	22	44	F 34, F.
» f. *Tirolense* (WILLD.) HAYEK	11	22	F.
» »	22	44	F.
» × *verum* F_1, F_2, F_x, F_{x+1}	22	44	H 32, H 35, F 34, F.
» × *verum* f. *ruthenicum* F_1		22	F.
» × *lucidum* F_1	22	44	F.
purpureum L.		22	F 34, F.
rubrum L. (= sp. aus Arkadien (1934)	11		F 34
Schultesii VEST.	33	66	F 34, F.
silvaticum L.	11	22	F.
verum L.	11	22	F.
»	22	44	H 32, F 34, F.
» f. *litoralis* BRÉB.	22	44	F 34, H 35, F.
» »		66[1]	F 34
» v. *praecox* (LANG.) PETRAK.	11	22	F 34, F.
» Alvar-oecotypus aus Öland	22	44	F.
» f. *ruthenicum* WILLD.	11	22	F.
» »	22	44	F 34, F.
× *lucidum* F_1		22	F.
× *Asperula glauca* F_1		22	F.
sp. aus Shipka		22	F.
Sektion ***Leptogalium***			
anisophyllum VILL.		44	F 34
baldense SPRENG.		44	F.
helveticum WEIGEL	33	66	H 32, F.
pumilum f. *balatonicum*	22		H 32
saxatile L.		44	F 34
silvestre POLL.		44	F.
Sektion ***Notogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Trachygalium***			
palustre L.		24	F 34, F.
»	33		H 35
» v. *elongatum* G. BECK		95?	F 34
» v. *aparinoides*		za. 100	F.
trifidum L.		24	F 34
uliginosum L.		22	H 32
»		44	F 34
Sektion ***Trichogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			

[1] Nur in einer Keimpflanze, die von tetraploider Mutter herstammte.

	n	2n	Auktor
Sektion ***Coccogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Platygalium***			
boreale L.		44	F 34
»	33		H 32
physocarpum LEDEB.		66	F 34
rubioides L.	33		H 35
»		132?	F 34
Sektion ***Lophogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Cruciata***			
articulatum L.		22	F 34
Cruciata (L.) SCOP.		22	F 34
pedemontanum ALL.		22	F.
vernum SCOP.		44	F 34
Sektion ***Chlamydogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Bracteogalium***			
Die Zytologie der Sektion ist ganz unbekannt.			
Sektion ***Aparine***			
Subsektion *Camptaparine*			
saccharatum ALL.	11	22	F 34, H 35
tricorne WITH.	22	44	F.
Subsektion *Leucaparine*			
aparine L.		44?	H 35
»	za. 30	64	F 34
»	za. 45	86	F 34
spurium L.		20	F 34
»		44	H 35
Vaillantii DC.	10	20	F 34
sp. aus Richthofengebirge		44	F 34
Subsektion *Xanthaparine*			
parisiense L.		22	F 34
»	22	44	H 32, F 34, F.
»	33	66	F 34, F.
» f. *trichocarpum* TAUCH		66	F 34
» f. *vestitum*		66	F.
Sektion ***Pseudovaillantia***			
murale ALL.		44	F 34
verticillatum DANTH.		22	F 34

	n	2n	Auktor
Galium-arten von mir unbekannter systematischer Stellung			
graecum L.	11		F 34
setaceum LAM.		22	F 34
»		44	F 34
cassium BOISS.		22	F 34
judaicum BOISS. (Die Bestimmung ist nicht kontrolliert.)		22	F.
olympicum		22	F.
Jordani LORET et BARR. D:o		44	F.
arenarium LOISEL. D:o		44	F.
asperum THUNB D:o		44	F.
sp. aus Hachet		22	F.
Mericarpaea			
vaillantoides BOISS.	11	22	F 34, F.
Vaillantia			
hispida L.	9	18	F 34, H 35
muralis L.	9	18	F 34, H 35
Warburgina			
Factorovskyi EIG	11	22	F.
Rubia			
Sektion ***Cordifolia***			
chinensis REGEL et MAACK		22	F.
cordata THUNB.		44	F.
cordifolia L.		22	H 35, F 34
Sektion ***Tinctorieae***			
chilensis	11		H 32
Olivieri A. RICH.	22		F 34
peregrina L.		132?	F 34
tinctorum L.	22	44	H 32, F 34
» v. *iberica* C. KOCH	22		H 32
Relbunium			
Die Zytologie der Gattung ist ganz unbekannt.			
Callipeltis			
cucullaria (L.) STEV.		22	F 34
Didymaea			
Die Zytologie der Gattung ist ganz unbekannt.			

nach als sekundär erworben zu betrachten sein. Die Gattung *Vaillantia* mit der Grundzahl 9 umfasst nur zwei Arten. Die übrigen Coffeoideen mit anderer Grundzahl als 11 treten in Gattungen auf, wo 11 sonst die gewöhnliche Zahl ist. Bei den Cinchonoideen ist gleichfalls 11 die dominierende Zahl, andere kommen aber nicht selten vor. Ein 9-Serie ist vertreten durch *Oldenlandia*, *Houstonia* und *Bouvardia*. *Houstonia* und *Bouvardia* werden als einander sehr nahestehend angesehen, obwohl sie von SCHUMANN verschiedenen Sektionen zugewiesen worden sind. SCHUMANN schreibt auch, dass die Gattungen *Houstonia* und *Bouvardia* den Übergang zwischen den *Oldenlandieae* und *Cinchoneae* bilden. Die Verwandtschaft ist so gross, dass es ungewiss ist, ob einige Arten zu *Bouvardia* oder zu *Houstonia* zu rechnen sind; zu diesen gehören indessen nicht die von mir studierten. Die Grundzahl 10 für *Pentas* steht bisher unter den Cinchonoideen vereinzelt da. Ausser *Bouvardia* und *Manettia* haben alle untersuchten *Cinchoneae*-Vertreter die Grundzahl 11. Lediglich auf Grund dieser Tatsachen *Bouvardia* der Sektion *Oldenlandieae* zuweisen zu wóllen, ist vielleicht nicht berechtigt, im Hinblick aber auf andere Ähnlichkeiten und auch auf die betreffs der Ovulumentwicklung nachgewiesenen dürfte die Möglichkeit einer solchen Zuweisung doch nicht als ausgeschlossen zu betrachten sein.

In der Sektion *Gardenieae* haben von den untersuchten Gattungen nur *Posoqueria*, *Catesbaea*, *Hamelia* und *Hoffmannia* abweichende Zahlen. Bei der erstgenannten ist die Grundzahl 17, die anderwärts bei den Rubiaceen nicht angetroffen worden ist. Die drei anderen Gattungen, die sehr nahe verwandt sind, haben die Grundzahl 12.

Als primäre Grundzahl für die Rubiaceen halte ich 11 für die wahrscheinlichste.

In dem gewöhnlichen Vorkommen der Grundzahl 11 bei den Rubiaceen will HOMEYER (1935) eine Stütze für die von vielen Forschern behauptete, von anderen aber auch bestrittene nahe Verwandtschaft zwischen den *Rubiales* und den *Umbelliflorae* sehen. Dies ist wohl kaum richtig, 11 findet sich ja als Grundzahl auch anderwärts. Doch bildet sie natürlich kein Hindernis für die Richtigkeit der Behauptung.

Die Polyploidie scheint innerhalb der verschiedenen Rubiaceengattungen eine verschieden bedeutsame Rolle für die Entwicklung neuer Typen gespielt zu haben. In gewissen Gattungen ist sie anscheinend von sehr untergeordneter Bedeutung gewesen. Eine solche ist die von mir untersuchte Gattung *Ixora*. 20 verschiedene »Arten» sind studiert worden, ohne dass aber auch nur ein einziger Fall von Polyploidie festgestellt worden wäre. Es ist jedoch von Interesse, dass in den Wurzelspitzen bei *Ixora Schawii* tetraploide Zellen vorkommen. Vereinzelte Zellen in Wurzelspitzen mit verdoppelter Chromosomenzahl ist bei den Angiospermen nicht gerade ungewöhnlich. Solche sind bei einer ganzen Reihe verschiedener Typen angetroffen worden (vgl. beispielsweise NAWASHIN 1926, LANGLET 1927, MEURMAN 1933, WULFF 1936). Innerhalb der Rubiaceen habe ich eine solche Chromosomenverdoppelung nur bei diesem einzigen *Ixora*-Bastard beobachtet. Bei den *Ixora* nahestehenden Gattungen *Coffea* und *Pavetta* kommen ausser Diploiden auch Tetraploide vor.

Von den meisten Gattungen sind nur eine geringe Anzahl Arten studiert worden, weshalb es nicht möglich ist, das Vorkommen der Polyploidie bei diesen näher zu diskutieren. Ich begnüge mich damit, auf Tabelle IV zu verweisen. Der höchste Polyploiditätsgrad wird bei *Myrmecodia* und *Bouvardia* erreicht, erstere mit einem, letztere mit zwei octoploiden Vertretern, ferner bei *Galium* mit drei octoploiden und einem dodekaploiden und bei *Rubia* mit einem dodekaploiden.

Die Rubiaceensektion, die von mir am eingehendsten studiert worden ist, ist *Galieae*. Hier tritt die Polyploidie sehr stark, vor allem bei *Galium* hervor. *Galium* weist 42 % diploide und danach tetraploide, hexaploide, octoploide und dodekaploide Typen auf. Bei den Galieengattungen gibt es mehrere Arten, die mit mehr als einer Chromosomenzahl auftreten. In den meisten Fällen sind diese Chromosomenzahlen Vielfache einer Grundzahl, in einigen wenigen Fällen können sie auf eine solche nicht sicher zurückgeführt werden. Die intraspezifische Polyploidie bei *Galium* wurde von mir 1934 entdeckt, und ich stellte damals eine Liste über bis dahin von mir untersuchte *Galium*-Arten auf, die Beispiele von intraspezifischen Polyploiden darstellten. Gleichzeitig sprach ich die Vermutung aus, dass intraspezifische Polyploidie auch bei *Asperula* vorkommt. Ich führte damals *Asperula glauca* nur als tetraploid und *A. asperrima* als diploid auf und wies darauf hin, dass die letztere Art der ersteren so ähnlich sei, dass beide als verschiedene Formen derselben Art zu betrachten wären. Dies war jedoch ein Irrtum, indem die von mir damals als *asperrima* betrachtete Art in Wirklichkeit nicht *asperrima* ist, sondern eine lang- und schmalblättrige Form von *Asperula glauca*. Seitdem habe ich auch diploide *glauca*-Exemplare von typischem Aussehen gefunden. Die Liste über die intraspezifische Polyploidie bei den Galieen hat nun das Aussehen wie Tabelle V es zeigt. Sie dürfte indessen bei fortgesetzter Forschung sicher noch eine Erweiterung erfahren können.

1934 sagte ich voraus, dass von *Galium aparine*[1] auch diploide und tetraploide Formen anzutreffen sein würden; die damals gefundenen waren hexaploide und octoploide. Zu diesem Schluss führte mich der Umstand, dass der Herleitung einer octoploiden Form aus einer hexaploiden nahezu unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstanden. Ein tetraploides *Galium aparine* ist nun von HOMEYER angetroffen worden, als diploides *G. aparine* kann *G. Vaillantii* betrachtet werden, doch glaube ich, dass auch das typische *G. aparine* diploid vorkommen kann. Von Interesse wäre es, die Chromosomenzahl des als *Galium taeniarum* bezeichneten *aparine*-Typs zu wissen. Dieser ist gekennzeichnet durch die unbedeutende Blütenkronengrösse, die für *Vaillantii* charakteristisch ist, besitzt aber die knochenweisse Blütenfarbe von *aparine*. Er stellt demnach eine

[1] Es ist nicht sicher, dass bei den mit höheren Chromosomenzahlen ausgestatteten Exemplaren von *Galium aparine* und *G. palustre* die Chromosomenzahlen Vielfache der Grundzahl sind. Vermutlich sind einige geringere Anzahl Chromosomen ausserdem hinzugekommen oder weggefallen. Eigentlich sollte man hier von approximativen Tetra-, Hexa- und Octoploiden sprechen, was ich jedoch im folgenden nicht tue, da bei Benutzung meiner gewöhnlichen Bezeichnungen Irrtümer kaum entstehen können.

Tabelle IV.

Grundzahl und Polyploiditätsgrad in der Familie **Rubiaceae.**

Unterfamilie und Sektion			Anzahl untersuchter Gattungen : Anzahl laut SCHUMANN bekannter Gattungen	Gattung	Grundzahl	Polyploiditätsgrad und Anzahl Arten mit diesem Polyploiditätsgrad					
						2	4	6	8	10	12
Cinchonoideae	*Cinchoninae*	*Condamineeae*	1/10	*Portlandia*	11	1					
		Oldenlandieae	3/32	*Oldenlandia*	9	1	1				
				Houstonia	9		1				
				Pentas	10	3					
						4	2				
		Rondeletieae	1/17	*Rondeletia*	11		6				
		Henriquezieae	0/2								
		Cinchoneae	6/35	*Cinchona*	11?		3				
				Hymenodictyon	11	1					
				Bouvardia	9 (18)		2		2		
				Manettia	9?		2				
				Exostemma	11	1					
				Luculia	11		1				
						2	8		2		
		Naucleeae	2/9	*Cephalanthus*	11		1				
				Sarcocephalus	11		2				
							3				
	Gardeniinae	*Mussaendeae*	2/36	*Mussaenda*	11	4		1			
				Pentagonia	11?		1				
						4	1	1			
		Gardenieae	8/55	*Leptactinia*	11	1					
				Burchellia	11?		1				
				Randia	11	3					
				Gardenia	11	5					
				Posoqueria	17	2					
				Hamelia	12	1					
				Catesbaea	12	1					
				Hoffmannia	12		5				
						13	6				
Coffeoideae	*Guettardinae*	*Alberteae*	0/9								
		Knoxieae	0/2								
		Vanguerieae	1/10	*Vangueria*	11		2				
		Guettardeae	0/10								
		Chiococceae	1/10	*Chiococca*	11		1				

Unterfamilie und Sektion			Anzahl untersuchter Gattungen : Anzahl laut SCHUMANN bekannter Gattungen	Gattung	Grundzahl	Polyploiditätsgrad und Anzahl Arten mit diesem Polyploiditätsgrad					
						2	4	6	8	10	12
Coffeoideae	*Psychotrieae*	*Ixoreae*	3/14	*Coffea*	10? u 11	10	2				
				Pavetta	11	5	1				
				Ixora	11	20					
						35	3				
		Psychotrieae	4/32	*Psychotria*	11	5	1				
				Uragoga	11	2					
				Hydnophytum	11		1				
				Myrmecodia	11		2		1		
						7	4		1		
		Paederieae	1/5	*Leptodermis*	11		1	1			
		Anthospermeae	5/20	*Phyllis*	11	1					
				Serissa	11	1					
				Nertera	11		1				
				Coprosma	11		5				
				Putoria	11	1					
						3	6				
		Coussareae	0/2								
		Morindeae	0/7								
		Spermacoceae	2/18	*Richardsonia*	14 (7)	2					
				Spermacoce	14 (7)	1					
						3					
		Galieae	10/12	*Sherardia*	11	1					
				Crucianella	11	12	2				
				Phuopsis	10 u 11?	1					
				Asperula	10 u 11	10	10				
				Galium	10, 11, 12	30	27	10	3		1
				Mericarpaea	11	1					
				Vaillantia	9	2					
				Warburgina	11	1					
				Rubia	11	3	4				1
				Callipeltis	11	1					
						62	43	10	3		2
						134	85	12	6	—	2

Tabelle V.

Intraspezifische Polyploide bei **Galieae.**

Art \ Polyploiditätsgrad	2	4	6	8	10	12
1. *Crucianella angustifolia*	+	+				
2. *Asperula cynanchica* coll.	+	+				
3. *glauca*	+	+				
4. *Galium Mollugo* coll.	+	+	+			
5. » *elatum*	+	+				
6. » *Tirolense*	+	+				
7. *laevigatum*		+	?	+		
8. *verum*	+	+	+[1]			
9. » *ruthenicum*	+	+				
10. *lucidum*	+	+				
11. *flavicans*	+	+				
12. *palustre*	+		+	+		
13. *uliginosum*	+	+				
14. *boreale*		+	+			
15. *rubioides*			+			+
16. *aparine* (+ *Vaillantii*)	+	+	+	+		
17. *spurium*	+	+				
18. *Parisiense*	+	+	+			
19. *setaceum*	+	+				

nur durch quantitative Verkleinerung der floralen Organe von dem Typ verschiedene Unterart dar. Wahrscheinlich ist es daher ja, dass er eine diploide *aparine*-Form ist. Laut Vermerken des verstorbenen Dr. TYCHO VESTERGREN in dem Herbarium des Naturhistorischen Reichsmuseums ist dieser *aparine*-Typ eine ausgesprochene Schärenform. Für die *palustre*-Serie wurde auch 1934 angenommen, dass sie ausser den angetroffenen diploiden und octoploiden Formen auch tetraploide und vielleicht hexaploide enthalten würde. Diese hexaploide Form ist nun offenbar von HOMEYER angetroffen worden.

Im folgenden wird der Kürze wegen bei den intraspezifischen Polyploiden der Polyploiditätsgrad durch eine Ziffer vor dem Artnamen bezeichnet werden. Um den Polyploiditätsgrad bei *Triticum vulgare* zu bezeichnen, bedient sich YAMAMOTO (1935) der Präfixe haplo-, diplo- und triplo- direkt vor dem Artnamen, also *Triticum haplovulgare* usw. Die Bezeichnungsweise erscheint mir ansprechend, meine Zahlen mögen also in der Form der Präfixe YAMAMOTOs gelesen werden. Danach könnte man die Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades »innerhalb

[1] nur in einer Keimpflanze, die von tetraploider Mutter herstammte.

einer und derselben Art» als Polyplotypen bezeichnen. Das diploide *Galium Mollugo (Galium diplomollugo)* wird demnach im folgenden als *Galium 2-Mollugo* oder kürzer als *2M*, das tetraploide als *4-Mollugo (4M)*, das *hexaploide* als *6-Mollugo (6M)* bezeichnet werden usw. Der tetraploide Bastard zwischen *Galium Mollugo* und *Galium verum* wird als *Galium 2-(Mollugo × verum)* oder *2MV*, der diploide *Galium Mollugo × verum (MV)* bezeichnet. Um den Polyploiditätsgrad zu erhalten, muss also die Zahl vor den Symbolen mit der Anzahl Genomsymbole multipliziert werden. Typen, die drei *Mollugo*-Genome und ein *verum*-Genom enthalten, werden mit *MMMV* bezeichnet, drei *verum*- und ein *Mollugo*-Genom mit *MVVV;* sind die Genome nicht rein, sondern rekombiniert, oder bestehen sie aus rekombinierten Chromosomen, so werden die Genomsymbole mit Anführungszeichen versehen, was demnach besagt, dass die durch die Formel angegebene Konstitution nur approximativ richtig ist. Überall im folgenden, wo Kreuzungskombinationen behandelt werden, ist der zuerst genannte Typ das Mutterindividuum.

Ob intraspezifische Polyploidie innerhalb der ganzen Familie *Rubiaceae* reichlich vorkommt, wird sich erst entscheiden lassen, wenn ein bedeutend umfangsreiches Material, als es mir zur Verfügung gestanden hat, untersucht worden sein wird. Schon 1934 wies ich auf die Möglichkeit hin, dass die verschiedenen Zahlen, die HOMEYER und ich bei *Coffea arabica* gefunden hatten, durch intraspezifische Polyploide bedingt wären. Ich wollte mich damals nicht bestimmt aussprechen, und will es auch nicht jetzt tun, da die Möglichkeit einer fehlerhaften Bestimmung des Materials nicht ausgeschlossen ist. Meine Bestimmung $2n = 44$ für *Coffea arabica* ist jetzt von KRUG (1934, 1936) bestätigt. Durch KRUG und mich ist die Zahl $2n = 22$ für *Coffea excelsa* und *robusta* festgestellt worden. Studien über das Vorkommen von intrasteril-interfertilen Gruppen bei *robusta*, die FERWERDA (1935) ausgeführt hat, deuten jedoch auf Polyploidie (siehe S. 364). Von dem *Coffea*-Bastarde *arabica × excelsa* gibt es sowohl ekonomisch wertvolle (fertile) als wertlose (sterile) Typen (FERWERDA 1935). Das Vorkommen der ersteren kann davon abhängig sein, dass entweder die Chromosomenzahl des Bastards verdoppelt ist oder dass *arabica, excelsa* oder beide in sich Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades schliessen. Es liegt also Anlass vor, zu vermuten, dass auch *Coffea* intraspezifische Polyploide enthält. Für *Myrmecodia echinata* haben HOMEYER und ich verchiedene Angaben geliefert. Vielleicht beruhen auch diese auf intraspezifischer Polyploidie. Nicht völlig ausgeschlossen ist es jedoch, dass in diesem Falle eine fehlerhafte Bestimmung des Materials vorliegt. Dass mein *Myrmecodia*-Material richtig bestimmt ist, halte ich für wahrscheinlich, will aber kein Gewähr dafür übernehmen (Siehe S. 268).

Nach HOMEYER ist die n-Zahl für *Phuopsis stylosa* 11, nach meinen Untersuchungen 10. *Galium spurium* hat nach HOMEYER $n = 22$, nach mir $n = 10$, sodass also auch hier Angaben verschiedener Grundzahlen vorliegen. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass bei der Bestimmung so niedriger Chromosomenzahlen Fehlzählungen vorkommen; meine Angaben habe ich mehrmals kontrolliert. Wahrscheinlich liegen auch hier Fälle von verschiedenen Grundzahlen bei einer und derselben Art vor.

Für *G. aparine,* das ja *G. spurium* sehr nahe steht, hat HOMEYER 2n = za. 44 gefunden, ich 2n = 64 und 86. 1934 glaubte ich, dass diese meine Zahlen auf Fehlzählung beruhten, die gezählten Platten sind jedoch äusserst klar, weshalb ich es nicht für ausgeschlossen halte, dass 64 und 86 tatsächlich die richtigen Zahlen sind. Dass *G. spurium* und *G. Vaillantii,* die sich von *G. aparine* nur durch quantitative Merkmale und die Blütenfarbe (bei *G. spurium* und *G. Vaillantii* grünweiss, bei *G. aparine* weiss) unterscheiden — Merkmale, die beispielsweise bei verschiedenen Individuen von *Galium Mollugo* vorkommen, ohne als artunterscheidend betrachtet zu werden — verschiedene Grundzahlen haben sollten, dürfte kaum wahrscheinlich sein. Ich glaube daher, dass bei *G. spurium* wie auch bei *G. Vaillantii* und *G. aparine* sowohl 10 als auch 11 als Grundzahlen vorkommen und vielleicht auch noch andere. Die von 11 abweichenden Grundzahlen sind dann natürlich sekundär, vielleicht entstanden durch eine anormale Meiosis. Durch Kreuzung von Typen, die der 10- und der 11-Serie innerhalb einer Art angehören, können aneuploide Zahlen entstehen, z. B. 64 und 86. Die Entstehung kann auch — und dies ist vielleicht wahrscheinlicher — durch bei den Polyploiden vorkommende unregelmässige Meiosis erklärt werden. Ob die bei *Galium palustre* gefundene Zahl (2n = 24, 95) auch so zu erklären ist, ist ungewiss, die Platte, auf der 2n = 95 gezählt wurde, wies mehrere schwerzudeutende Stellen auf.

Innerhalb *Eugalium* dürften — also zum Unterschied von *Leucaparine* — aberrante Chromosomenzahlen zur Entstehung wenig vitaler Typen führen. Nur ein Fall ist mit einer solchen Zahl angetroffen worden, nämlich ein *Galium Mollugo* mit einem überzähligen Chromosom (2n = 45).

Ein Auftreten von Chromosomfragmenten in somatischen Platten ist innerhalb der Familie äusserst selten. Nur ein Fall ist beobachtet worden, nämlich ein *4-Mollugo*, das ausser seinen 44 Chromosomen ein deutliches Fragment aufwies.

KAPITEL II.

Die Morphologie der somatischen Chromosomen.

Über die Morphologie der Chromosomen bei Rubiaceen, die nicht den Galieen angehören, ist nicht viel zu sagen. Das Material für jede Sektion oder Gattung ist zu gering, um Schlüsse daraus ziehen zu können. Dann und wann sieht man ein paar Satelliten oder ein paar Einschnürungen. Deutliche Einschnürungen treten jedoch bei *Spermacoce tenuior* auf, bei welcher Art zwei verschiedene Chromosomlängen vorkommen, die sich wie 2 : 3 verhalten. Die kürzeren, an Zahl 16, haben je eine Einschnürung (FAGERLIND 1934, Fig. 4), die längeren, an Zahl 12, haben je zwei. In den Gattungen, bei denen einige Arten untersucht worden sind, haben oft alle Chromosomen dasselbe Aussehen, sowohl innerhalb einer Platte als auch von Art zu Art. Typisch in dieser Hinsich ist *Ixora,* wo bei den 20 untersuchten »Arten» sämtliche Platten identisch gleiche, kurz stabförmige Chromosomen aufweisen. Bei *Coffea* dagegen kann

man deutlich sehen, dass verschiedene Chromosomlängen mit verchiedener Anzahl Einschnürungen vorkommen.

In mehreren Pflanzengattungen und Pflanzengruppen hat die Morphologie der Chromosomen systematische Verwendung erhalten können. Dies ist bei den Galieen nur in sehr geringem Masse möglich. Wie bei den übrigen Rubiaceen finden sich bei den Galieen Satelliten und Einschnürungen. Diese Bildungen können indessen nur hier und da bei den besten Fixierungen mit Schwierigkeit wahrgenommen werden. Das grösste Interesse in dieser Hinsicht bietet die Gattung *Crucianella*, bei der Einschürungen im Gegensatz zu dem Verhältnis bei den anderen Gattungen meistens deutlich sind. Bei den *Crucianella*-Arten ist auch verschiedene Chromosomlänge sehr augenfällig. Bei *Crucianella aegyptiaca* können vier (fünf?) Grössenklassen unterschieden werden. Die Chromosomlängen hier verhalten sich ungefähr wie 2 : 3 : 4 : 6 (: 8). Die kleinsten haben nur eine Einschnürung, die Chromosomen der zweiten Klasse zwei, die der dritten drei. Die Anzahl Einschnürungen in den Klassen mit den längeren Chromosomen festzustellten, ist schwieriger. *Asperula molluginoides* ist von verschiedenen Systematikern bald als eine *Asperula*, bald als eine *Crucianella* betrachtet worden. *Phuopsis stylosa* ist früher zu *Crucianella* gerechnet worden. Diese beiden Arten haben oder können wenigstens n = 20 haben. Präparate von Wurzelspitzen zeigen, dass sämtliche Chromosomen wenigstens nahezu gleichlang sind. *Phuopsis stylosa* ist Repräsentant einer monotypischen Gattung vom Kaukasus. Die Chromosomformen deuten darauf hin, dass die Aussonderung dieser Art aus der Gattung *Crucianella* berechtigt war. Auch *Asperula molluginoides* darf nicht zu *Crucianella* gerechnet werden. Mit Rücksicht auf die weitgehenden morphologischen Unterschiede zwischen *Asperula molluginoides* und den übrigen *Asperula*-Arten und die verschiedenen Chromosomenzahlen wäre es sicherlich berechtigt, auch die Art *molluginoides* aus der *Asperula*-Gattung auszuscheiden und sie eine eigene monotypische Gattung repräsentieren zu lassen.

Was die übrigen *Asperula*-Arten betrifft, so haben *A. setosa* und *azurea*, d. h. die Sektion *Sherardiana*, deutlich kürzere und dickere Chromosomen als die untersuchten Arten der Sektion *Cynanchica*. Chromosommerkmale, mittels deren man die Gattungen *Asperula* und *Galium* unterscheiden könnte, existieren nicht (in Wirklichkeit ist die Abgrenzung von *Asperula* gegen *Galium* und von *Galium* gegen *Rubia* sehr fliessend). Wie bei *Asperula* treten bei *Galium* verschiedene Chromosomtypen auf, was einigermassen mit der Sektionseinteilung übereinstimmt. *Eugalium*, *Leptogalium*, *Trachygalium* und *Platygalium* haben die längsten Chromosomen. Die Chromosomen vom *Trachygalium* erscheinen schmäler als die der übrigen aufgezählten Guppen. Die Sektionen *Cruciata* und *Aparine* haben Chromosomen von bedeutend geringerer Länge als die übrigen *Galium*-Sektionen. Von derselben Grösse sind die Chromosomen bei *Vaillantia* und *Warburgina*. *Callipeltis* und *Mericarpaea* haben Chromosomen desselben Aussehens wie bei *Platygalium*. Die somatischen Chromosomen der *Rubia*-Gattung dürften von Art zu Art variieren; die von mir untersuchten Arten haben ganz verschiedene Chromosomenlänge und -dicke. *Rubia cordifolia* hat die längsten wie auch dicksten Chromosomen von allen Galieen.

Mehr selten kommt es vor, dass ein vereinzeltes Individuum einer Art Chromosomen anderen Aussehens hat, als wie es bei der fraglichen Art gewöhnlich ist. So hat ein Individuum *Galium 2-Mollugo* von Nïs bedeutend kürzere Chromosomen als normal. Vereinzelte Platten bei sonst normalen Individuen können abweichendes Aussehen aufweisen, indem sie geschwellt aussehen (vgl. FAGERLIND 1934, Fig. 29, die eine Platte von *Galium 8-palustre* zeigt; die anderen Platten bei diesem Typ zeigen Chromosomen, die schmäler und kürzer sind als bei *Galium 2-palustre,* Fig. 27).

Fig. 24. Somatische Chromosomen bei *Eugalium.* a Metaphasenplatte bei *Galium 2-Mollugo,* b d:o bei *G. 4-Mollugo,* c d:o bei *G. 6-Mollugo,* d frei in der Peripherie der Metaphasenplatte liegende Chromosomen bei *G. 4-laevigatum,* e d:o bei *G. 8-laevigatum.*

Wenn der Zusammenhang zwischen Chromosomenmorphologie und systematischer Stellung in Wirklichkeit wenig ausgeprägt ist, so besteht dafür bei den Galieen innerhalb einer und derselben Art oft eine ausgesprochene Korrelation zwischen Polyploiditätsgrad und Chromosomengrösse. Von einer bestimmten Art, beispielsweise von *Mollugo, verum, flavicans,* haben die 2-Typen bedeutend längere und dickere Chromosomen als die 4-Typen, die ihrerseits wieder grössere haben als eventuelle 6-Typen. Als ich 1934 meine Bilder von den Chromosomen bei *Galieae* veröffentlichte, war ich auf diese Erscheinung noch nicht aufmerksam geworden, weshalb die Bilder nicht in sämtlichen Fällen derselben völlig gerecht werden. Jeder, der sich damit beschäftigt hat, mittels Kamera Chromosomen abzuzeichnen, weiss, wie schwierig es in Wirklichkeit ist, absolute korrekte

Grössenverhältnisse zu erhalten. Mehrere von den Bildern 1934 zeigen auch oft Fälle mit den obenerwähnten geschwellten Chromosomen, da diese häufig leichter zu zählen sind als die normalen Platten. Man kann demnach sagen, dass im grossen ganzen die Chromosomgrösse bei polyploiden Typen einer und derselben Art umgekehrt proportional dem Polyploiditätsgrad ist (Fig. 24 a—c). Dies gilt übrigens auch, wenn die Typen einander nahestehenden Arten angehören. Dieser Unterschied der Chromosomgrösse kann auch leicht während der Diakinese nachgewiesen werden (Fig. 25 a—f), kaum dagegen während der übrigen Phasen der Meiosis. Von der obigen Regel gibt es zweifellos Ausnahmen. Mit Sicherheit gehört dahin ausser dem oben genannten *2M*-Typ ein Individuum *8-laevigatum*, das aus *4-laevigatum* eines bestimmten Stammes durch Chromosomenverdoppelung entstanden ist. Die Grösse der Chromosomen ist bei diesem *8-laevigatum* und dem *4-laevigatum* des erwähnten Stammes genau die gleiche (Fig. 24 d—e). Es ist demnach zu beachten, dass die Chromosomenverdoppelung hier nicht einmal eine Herabsetzung der Chromosomgrösse auf die mit sich gebracht hat, welche *6M* charakterisiert. Andere Ausnahmen scheinen die Arten zu sein, bei denen schon die 2-Typen durch ihre kleinen Chromosomen charakterisiert sind. So weisen sämtliche *Galium aparine*-Biotypen und nahestehende Arten sowie *Galium parisiense*-Typen eine annähernd konstante Chromosomgrösse auf, die also von dem Polyploiditätsgrad unabhängig ist.

KAPITEL III.

Die Meiosis bei Galieen mit normaler Pollenbildung.

Bei allen denjenigen Galieen, von denen eine grosse Anzahl Individuen derselben Art untersucht worden sind, sind Typen mit allerlei Abnormitäten in der Meiosis oder der Sporogenese angetroffen worden. Diese Typen werden im folgenden Kapitel behandelt werden. Im vorliegenden Kapitel behandle ich die normale Meiosis, d. h. die Meiosis, die von mir bei den Galieen am häufigsten bei verschiedenen Di-, Tetra- und Hexaploiden angetroffen worden ist, und die ich als für diese charakteristisch ansehe, falls keine Gen- oder Milieueinwirkung Störungen verursacht hat.

Die Meiosis während der Mikrosporogenese bei den diploiden *Galieae*-Repräsentanten brauche ich nicht eingehender darzustellen. Bei *Galium 2-Mollugo, 2-verum, 2-flavicans, Galium firmum, G. rubrum, Asperula taurina, A. arcadiensis* und allen anderen Galieen, die in Tabelle III von mir mit n = 11 angegeben werden, sind in der Diakinese 11 Gemini angetroffen worden, die sich dann in der folgenden Teilung normal verhalten. Bei *Phuopsis stylosa* und *Asperula molluginoides* habe ich 10 Gemini beobachtet. Bei allen diesen Galieen verlaufen dann alle mikrosporogenetischen Prozesse normal (Fig. 25 a, i, k, l, m). Die Pollenbildung folgt, wie bei allen normalen Rubiaceen, dem simultanen Typ. Die Auflösung der Wände zwischen den Pollenmutterzellen setzt gleichzeitig mit dem Beginn der Wandbildung zwischen den Tetradenzellen ein. Wenn die

Fig. 25. Meiosis bei normalen *Galieae*-Typen. a—f Diakinese bei *Galium 2-Mollugo* (a), *G. 4-Mollugo* (b—c) und *G. 6-Mollugo* (d—e, d Kernfragment, e der Kern ist in zwei Schnitte zerlegt), f Multivalente verschiedener Kerne, g Metaphase I bei *G. 4-Mollugo*, h d:o bei *G. 6-Mollugo*, i Anaphase I bei *G. 2-Mollugo*, j d:o bei *G. 4-Mollugo*, k Metaphase II bei *G. 2-Mollugo*, l d:o bei *Asperula taurina*, m Metaphase I in zentraler E. M. Z. bei *Crucianella graeca*, n semiheterotype Teilung in peripherer E. M. Z. bei *Crucianella graeca*.

Tetraden aufgelöst werden, sind die Reste der Pollenmutterzellen vollständig verschwunden. Die Meiosis während der Makrosporogenese ist in Kap. III A behandelt worden. Es wurde dort darauf hingewiesen, dass in sämtlichen Makrosporangien oft Unregelmässigkeiten in den peripheren Teilen vorkommen. Infolgedessen ist es stets mit Schwierigkeiten verknüpft, zu beurteilen, ob die Teilungen in einem Makrosporangium normal sind oder nicht. Ich bin indessen der Ansicht, dass bei den meisten Typen, wo die Meiosis während der Mikrosporo-

genese normal ist, sie es auch während der Makrosporogenese ist. Es ist dies indessen eine Regel, die nicht ohne Ausnahmen ist. Diese Angaben gelten auch für die tetra- und hexaploiden Typen.

Galium 4-Mollugo (Fig. 25 b—c) ist dadurch gekennzeichnet, dass während der Diakinese Tetravalente oft beobachtet werden können. In ungefär 50 % der Diakinesekerne tritt ein Tetravalent auf, in etwa 20 % zwei Tetravalente und in den übrigen za. 30 % treten nur Gemini auf. Diese Ziffern variieren vielleicht etwas von Individuum zu Individuum, da aber zuverlässige statistische Berechnungen sich kaum anstellen lassen, begnüge ich mich mit diesen ungefähren Ziffern. In keinem Falle ist ein Trivalent angetroffen worden. Während der Anaphase I trennen sich offenbar die in die Tetravalenten eingehenden Elemente in der Weise, dass zwei Chromosomen nach dem einen und zwei nach dem anderen Pol gehen, denn kein Fall von Metaphase II ist angetroffen worden, in welchem nicht die Zahl in den beiden Platten 22 gewesen ist. In derselben Weise verläuft die Meiosis bei den normalen *Galium 4-verum, 4-lucidum, 4-flavicans, Asperula 4-glauca* und anderen studierten Tetraploiden (Fig. 25 b—c, g, j).

Bei *Galium 6-Mollugo* und *Galium Schultesii* kommen in der Diakinese ausser Gemini Tetravalente in geringer Zahl (kaum mehr als bei den tetraploiden Typen) und sehr selten auch vereinzelte längere Verbände vor (Fig. 25 d—e). Diese letzteren sind vermutlich Hexavalente. Die regelmässigen Verläufe der folgenden meiotischen Phasen deuten darauf hin, dass bei *6-Mollugo* Tri- und Pentavalente kaum vorkommen, und dass bei der Teilung der Tetravalenten und Hexavalenten eine symmetrische Teilung erfolgt.

Bei Galium *6- und 8-aparine* sind nie Multivalente angetroffen worden, sondern nur Gemini.

Tabelle VI.

Anzahl von Exinerippen bei verschiedenen **Galieae**-*Typen.*

Art und Typ	Anzahl von Exinerippen								Bezeichnungsart, die im Texte gebraucht wird
	4	5	6	7	8	9	10	11	
2-Mollugo (2M11)		2	167	33					6—(7)
4-Mollugo (4M28)					18	241	9		9
» *(4M87)*		121	116	2					5—6
» *(4M88)*				1	98	113			8—9
» *(4M89)*			48	61					6—7
6-Mollugo (6Mo)						44	103		(9)—10
2-lucidum (585a)			23	237	34				(6)—7—(8)
» *(626a)*				67	122	7			(7)—8
2-flavicans (2F1)		10	63	1					(5)—6
» *(2F2)*		7	68	2					5—6

Bei sämtlichen normalen Typen erfolgt die Wandbildung zwischen den Tetradenkernen und die Auflösung der Pollenmutterzellenwand in der Weise, wie sie für diploide Galieen beschrieben worden ist.

Der fertiggebildete Pollen ist dreikernig und dadurch charakterisiert, dass die Exine in Folge auftretender Meridianfalten eine gewisse Anzahl Rippen bildet. Diese Anzahl Exinerippen ist nicht für jede Art bestimmt, dagegen weist jedes Individum eine annähernd konstante Anzahl Exinerippen und konstante Exinerippenbreite auf. Im folgenden werden oft Angaben über die Anzahl Exinerippen mitgeteilt, welche Angaben jedoch nicht dahin verstanden werden dürfen, dass der Wert auf diese Ziffer absolut fixiert ist, sondern nur dass die überwiegende Mehrzahl Pollenkörner diese Anzahl Rippen haben. Wird die Anzahl beispielweise in der Form 6—7 angegeben, so bedeutet dies, dass die beiden Anzahlen ungefähr gleich gewöhnlich sind. Die Angabe (5)—6—(7) bedeutet, dass die Anzahl 6 die gewöhnlichste ist, dass jedoch 5 und 7 auch vorkommen, aber nicht so oft. Die Tabelle VI enthält eine kleine Statistik über die Rippenanzahl bei diploiden, tetraploiden und hexaploiden Galieenarten und -typen.

KAPITEL IV.

Meiosis und Sporenbildung bei einigen Galieen mit abnormer oder fehlender Sporenbildung.

Mehrere Galieen sind durch von Individuum zu Individuum stark wechselnde Fruchtbildung bei freiem Abblühen gekennzeichnet. Bei *Galium Mollugo* kommen Individuen mit einer Fruchtbildung vor, die wenig niedriger ist als 100 %, andere haben überhaupt keine Fruchtbildung, andere wieder eine solche von einigen wenigen Promille. Das Gewöhnlichste ist indessen Variationen zwischen diesen Extremen. Hand in Hand mit diesem wechselnden Fruchtbildungsgrad, der oft auf einer wechselnden Vitalität der weiblichen Gameten beruht, geht häufig, aber nicht immer eine wechselnde Mikrosporenvitalität oder ein Auftreten mehr oder weniger grosser Mengen von Mikrosporen wechselnder Grösse. In diesem Kapitel werden nun einige Fälle geschildert, bei denen Abnormitäten verschiedener Art während der Pollenbildung vorgekommen sind. Einige wenige Angaben über die weiblichen Gametophyten werden auch mitgeteilt.

A. Störungen bei *Galium 2-Mollugo.*

Die Pflanzen **2M3**, **2M4** *und* **2M5** (Fig. 26 a—g). Diese Pflanzen wurden aus Samen gezogen, die durch Vermittlung des Bergianischen Gartens aus dem Botanischen Garten in Oslo erhalten worden waren. Die Fruchtbildung bei ihnen ist gering, bei freiem Abblühen 1—2 %. Die Pflanze $2M_5$ hat bei freiem Abblühen eine Fruchtbildung von 1,3 %. Der Pollen ist bei sämtlichen Pflanzen seinem Aussehen nach variabel, Riesenpollen und degenerierte Körner kommen vor. Am besten zytologisch untersucht ist $2M_4$. Hier tritt in sämtlichen

Diakinesekernen Asyndese auf, ausser Gemini können 10—12 Univalente auftreten. In Anaphase I verteilen sich die Univalenten entweder wahllos nach den Polen hin, oder auch teilen sie sich im Äquator. Restitutionskernbildung verursachende Nachzügler sind ein gewöhnliches Vorkommnis. Weniger oft wird die Bildung von Zwergkernen beobachtet. Nachdem während der Interkinese die Kernmembran angelegt worden ist, erfolgt in den allermeisten Fällen — nur wenige Ausnahmen sind beobachtet worden — die Anlegung einer Zellwand

Fig. 26. Meiosis bei anormalen *Galium 2-Mollugo*-Typen. a—g der Typ *2M4*. a Diakinese mit 6 Gemini und Univalenten, b—d die Univalente werden in der Teilung I wahllos verteilt oder sie werden gespaltet, e Restitutionskernbildung, f—g sukzedane Wandbildung mit (in f) kernzerschneidender Wirkung, h—j der Typ *2Mk2*. h Metaphase I mit 4 Univalenten, i Metaphase II, j semiheterotype Teilungen in somatischen Antherenzellen.

zwischen den Tochterkernen. Bei diesem Individuum ist also die Zytokinese statt simultan — wie dies normalerweise geschieht — sukzedan verlaufen. Zellwandbildung tritt auch dort auf, wo Restitutionskerne gebildet worden sind. Die Wand schnürt den Kern in der Mitte ein und schneidet ihn schliesslich mitten entzwei. Während der Metaphase II sind natürlich verschiedene Chromosomenzahlen in den Platten nachzuweisen, doch sind Platten mit der unreduzierten Zahl äusserst selten und bedeutend seltener als während der Interkinese. Dies beruht natürlich auf der kernzerschneidenden Wirkung der Wand-

bildung. In der Anaphase II treten auch Nachzügler auf, was zur Bildung von Polyaden und Zwergpollen führt; ob auch hier Restitutionskerne gebildet werden, ist ungewiss. Der Pollen wird ungleichförmig, eine ganze Reihe Pollen degenerieren. An den vitalen Körnern variiert die Anzahl der Exinerippen zwischen 5 und 9. Die Körner der letzteren Art sind sicher unreduziert. Das Individuum *2M3* erinnert in seinen sämtlichen Zügen stark an *2M4*, *2M5* scheint mir eine noch stärkere Asyndese zu haben, die meisten Kerne hier haben 12 Univalente.

2M4 wurde 1935 mit der normalen *2M8* als Vater gekreuzt. Von 284 pollinierten Fruchtknoten wurden nur 2 Samen erhalten. Sie erwiesen sich als keimfähig. Die beiden Pflanzen haben noch nicht geblüht, sie werden später analysiert werden.

Pflanze **2Mk**. Dieses Individuum wurde von mir auf einer Exkursion bei Predeal in den Karpathen angetroffen. Der Typ war durch extrem kleine Blüten ausgezeichnet sowie dadurch, dass die Staubbeutel schlecht entwickelt und geschrumpft erschienen. Die zytologische Analyse ergab folgendes. In jungen Knospen erscheinen die Staubgefässe, von der unbedeutenden Grösse abgesehen, völlig normal, Tapetum und Archespor sind vorhanden, letzteres ist jedoch wenigzellig. Die Pollenmutterzellen machen selten eine Meiosis durch. In der Regel degenerieren Tapetum und Archespor frühzeitig, vereinzelt bleiben sie vital. Im letzteren Falle erfolgt nur äusserst selten eine Meiosis, die mehr oder weniger normal verlaufen dürfte. Meistens verbleiben die Pollenmutterzellen im Ruhestadium, in einem sehr späten Stadium können aber Spiremstadien oder völlig asyndetische Diakinesen beobachtet werden. Wo hier und da fertiggebildeter Pollen angetroffen worden ist, ist dieser äusserst geschrumpft gewesen. Für einige wenige Körner hat die Anzahl der Exinerippen zu 6 bestimmt werden können. Scheinbare Riesenpollen mit unebenen Hüllen sind vorhanden. Sie sind indessen nicht Pollen, sondern übriggebliebene Pollenmutterzellen. Die Degeneration der Staubgefässe kann auf den Sporangiuminhalt in den verschiedensten Stadien einwirken. Die Fächer öffnen sich nie, weshalb die Pflanze als absolut männlich steril angesehen werden muss. Degenerationserscheinungen und äusserst wenige Teilungsfiguren innerhalb des Makroarchespors sprechen dafür, dass hier ähnliche Phänomene vorliegen. Etwa 60 % der Samenanlagen zeigen keinen Embryosack, die übrigen haben in der Regel einen solchen. Diese letzteren können offenbar befruchtet werden und sich weiter entwickeln, denn die Fruchtbildung des Individuums war nicht schlecht.

Spontane Nachkommenschaft von **2Mk**. Aus eingesammelten Samen von *2Mk* zog ich eine kleine Nachkommenschaft auf. Sie bestand aus 18 Individuen, von denen 9 pollenlos waren und geschrumpfte Staubgefässe aufwiesen. Die übrigen hatten mehr oder weniger normale Staubbeutel, die sich indessen selten öffneten, und Pollen, der oft beträchtlich letal war. Zwei Individuen von jeder dieser Klassen wurden zytologisch untersucht, *2Mk1—2Mk4*.

Pflanze **2Mk1**. Die Staubbeutel stimmen an ehesten mit *2Mk* überein, sind aber sogar ein klein wenig schlechter ausgebildet. Hier kommen Störungen der prämeiotische Teilung vor, denn nicht selten werden riesige Pollenmutterzellen angetroffen. Vereinzelt findet sich voll ausgebildeter, aber geschrumpfter Pollen

mit 5—6 Exinerippen. Das Tapetum ist dann abnorm angeschwollen. Keine Fächer öffnen sich. In der Regel degenerieren die Pollenmutterzellen im Ruhestadium. Die Embryosackmutterzellen machen nie eine Meiosis durch, und Embryosäcke werden daher nie angetroffen.

Pflanze **2Mk3**. Dieses Individuum stimmt mit *2Mk1* überein, weist aber einige abweichende Züge auf: keine Riesenpollenmutterzellen kommen vor, Pollenbildung etwas gewöhnlicher, auch »Riesenpollen» kommen vor, bestehen dann aber aus ungeteilten Pollenmutterzellen, Embryosäcke in geringer Anzahl vorhanden.

Pflanze **2Mk2** (Fig. 26 h—j). Die Staubgefässe sind wohlausgebildet, aber sie haben kürzere Beutel, als es bei *2M* normal ist. In sämtlichen Fächern erfolgt Meiosis, die in den meisten Fällen normal verläuft. Nicht selten treten jedoch in einem Fach einige Pollenmutterzellen auf, bei denen ein und vereinzelt noch ein weiteres Chromosomenpaar asyndetisch ist. Während der Metaphase II können daher zuweilen Platten mit verschiedenen Zahlen beobachtet werden. Der Pollen ist ein wenig ungleichförmig, die Zahl der Exinerippen beträgt 6 oder bisweilen 7. Der Pollen degeneriert zumeist vollständig, äusserst selten öffnet sich ein Fach. In jeder Mikropyle findet sich ein Embryosack.

Bei diesem Individuum ist ein Fall angetroffen worden, wo zwei vegetative Zellen, zwei aus dem Tapetum und eine tiefer gelegene Teilungen erfahren, während welcher die Chromosomen die kontrahierte Form haben, die für die Meiosis kennzeichnend ist (Fig. 26 j). Die Chromosomenzahl entspricht jedoch der somatischen. Die Teilung ist nicht äquational, sondern eine semiheterotype. Ähnliche Verhältnisse sind im Tapetum bei *Drosera* angetroffen worden (ROSENBERG 1909). Hier waren jedoch die Teilungen durch Insektenstiche induziert.

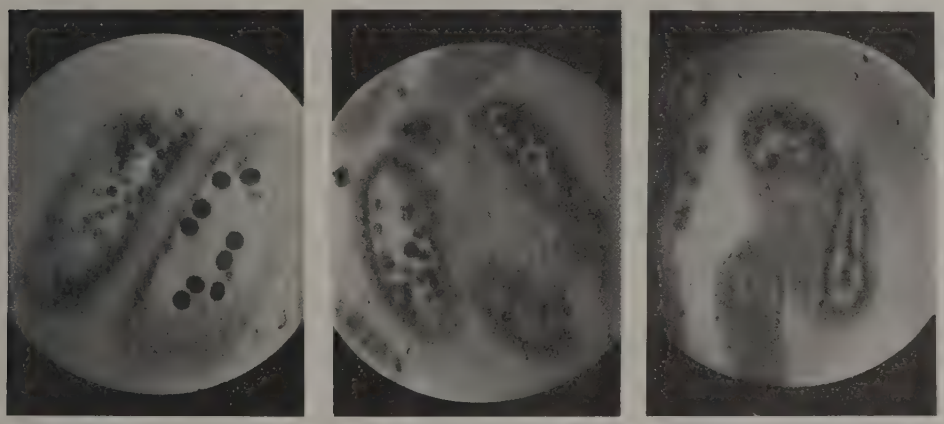
Tabelle VII.

F_1 von **2Mk4.**

♂	Anzahl Pflanzen mit											
	Staminodien				extrem kurzen Staubbeuteln			Staubbeuteln von normaler Länge				
	Extreme Staminodien, kein Archespor wird differenziert	Archespor wird differenziert, degeneriert aber bald		Mit Archespor, zuweilen Meiosis und Pollenbildung. Pollen jedoch völlig letal	Reichliche Degenerationen im P.M.Z. Stadium, in Dyade, Tetrade oder später	Zumeist erfolgt Meiosis. Verschieden starke Pollenletalität	Stets Pollenbildung. Pollenletalität unbedeutend oder garnicht vorhanden	Reichliche Degenerationen in allen Stadien	Zumeist erfolgt Meiosis. Verschieden starke Pollenletalität		Stets Pollenbildung. Pollenletalität unbedeutend oder garnicht vorhanden	
2M18 Zweig 1	1	2	6	1	1	3						
2M18 Zweig 2			1	1	1	2			7		20	
2M3	1		10	1	1	2		1	1		4	

Pflanze **2Mk4**. Die Staubgefässe sind hier beschaffen wie bei *2Mk2*. Die Meiosis stimmt gleichfalls mit der bei *2Mk2* überein, die Zellen mit asyndetischem Chromosomenpaar sind aber seltener. In vielen Fächern degeneriert der Pollen, in anderen ist der grössere Teil, dem Aussehen nach zu urteilen, vital. Die Anzahl der Exinerippen beträgt meistens 6, selten 5 oder 7. Eine geringe Anzahl Staubbeutel öffnet sich. In jeder Mikropyle werden 1 oder 2 Embryosäcke angetroffen.

Nachkommenschaft von **2Mk3**. *2Mk3* wurde mit dem normalen *2M18* gekreuzt. Von 44 möglichen wurden 5 Samen erhalten, aus denen 4 Pflanzen hervorgingen. Von diesen waren zwei mit ganz staminodialen Staubgefässen versehen, die übrigen hatten Pollen, der in mehr oder minder grossem Umfang degenerierte. Die Meiosis scheint überall, wo sie eintritt, normal zu verlaufen.



a b c

Fig. 27. Der Inhalt des Pollenfachs bei dem *Galium-2-Mollugo*-Typ *2Mk408*, a das linke Fach mit ganz degenerierten Pollen, das rechte mit anscheinend einigermassen normalem Pollen, b das linke Fach mit degeneriertem Pollen, das rechte mit degenerierten, unaufgelösten Tetraden, c das linke Fach mit degenerierten P.M.Z. und degenerierten, unaufgelösten Tetraden, das rechte mit früh degeneriertem Archespor. — Verf. foto.

Nachkommenschaft von **2Mk4**. *2Mk4* wurde mit *2M18* und *2Ms3* gekreuzt, welche zwei letzteren als Pollenlieferanten fungierten. Die Eigenschaften der Pflanzen, die 1936 blühten, sind aus Tabelle VII ersichtlich.

Überall wo Meiosis beobachtet wurde, ist sie normal gewesen. Demungeachtet ist es gewöhnlich, dass ein grösserer oder geringerer Teil des Pollens degeneriert, was dann während verschiedener Entwicklungsstadien geschehen kann. Es ist jedoch unmöglich, im Einzelfalle die Pollenletalität prozentual anzugeben, da sie von Blüte zu Blüte, von Fach zu Fach oder von der einen Region eines Faches zur anderen stark wechselt (Fig. 27). Die Pflanzen, die unter derselben Rubrik in der Tabelle aufgeführt worden sind, stimmen nicht genau miteinander überein, man erhält eher den Eindruck, dass es keine zwei Pflanzen gibt, die sich bezüglich der Degeneration des Inhalts der Mikrosporangien wie auch bezüglich der mehr oder weniger starken staminodialen Entwicklung der Staubbeutel gleich verhalten.

Sehr bemerkenswert ist, dass das Resultat derselben Kreuzung an verschiedenen Zweigen des Mutterindividuums verschieden war.

Pflanze **2M21**. Der Pollen ist stark ungleichförmig, die Zahl der Exinerippen ist 6—7, die Fruchtbildung bei freiem Abblühen ist 19 %. Starke Variation liegt von Fach zu Fach vor, weshalb eine statistische Berechnung sich nicht lohnt. Dass der Pollen ungleichförmig und oft leer ist, beruht nicht auf meiotischen Störungen, da die Meiosis ganz normal ist.

Nachkommenschaft von **2M21**. *2M21* wurde mit der normalen *2M24* gekreuzt. Von den Pflanzen der Nachkommenschaft, die 1936 blühten, waren nur zwei Stück einigermassen normal. 9 stimmten mit der Mutter überein.

Nachkommenschaft von **2M33**. *2M33*, im Bergianischen Garten kultiviert, hatte völlig normale Pollenbildung und einen Fruchtansatz von 41 %. Mittels der in Teil III, Kap. I D beschriebenen Methode wurde Selbstbefruchtung bewerkstelligt. Von den zahlreichen Tochterpflanzen wurden leider nur 15 Individuen ausgepflanzt. Alle 15 (*2Ms1—2Ms15*) erwiesen sich als absolut samensteril, 3 Stück hatten einen Fruchtansatz von einigen Prozent, diese Anlagen blieben jedoch nicht bis zur Reife vital. Die Eigenschaften dieser durch Inzucht entstandenen Individuen sind aus Tabelle VIII ersichtlich.

Gleichwie die oben beschriebenen 2M-Typen oft in verschiedenen Regionen sehr variierende Pollenletalität aufweisen, so zeigen auch diese durch Inzucht von *2M33* erhaltenen Typen solche mit Ausnahme von *2Ms1*, *2Ms3*, *2Ms12* und *2Ms13*.

B. Störungen bei *Galium 4-Mollugo*.

Pflanze **4Mv** (Fig. 28 a—e). Verstärkung der Syndese ist nur ein einziges Mal beobachtet worden, nämlich bei dieser von Värtan (Elektrizitätswerk) herstammenden Pflanze *4M*. Leider habe ich die Pflanze nicht in Kultur, sie wurde ganz zufällig fixiert. Nur einige wenige Knospen wurden fixiert, weshalb es nur möglich ist, einige fragmentarische Angaben über deren Pollenentwicklung zu liefern. Das gewöhnlichste ist, dass während der Diakinese 6 Tetravalente auftreten. DARLINGTON (1931 b) hat 20 verschiedene Konfigurationen beschrieben, in welchen vier homologe Chromosomen auftreten können, wenn sämtliche Chiasmata terminal sind. Von diesen sind bei dem hier fraglichen Typ angetroffen worden Nr. 3, 5 und 6 (zwei Gemini), 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18 (Tetravalente). Was Nr. 18, die 8-förmige Bildung, betrifft, so sind nicht alle Konfigurationen, die so aussehen, in Wirklichkeit solche, sondern Ringe, die in verschiedenen Ebenen verlaufen und, im Profil gesehen, als Achten erscheinen. Die gewöhnlichste Konfiguration sind eben solche Ringe, d. h. nach DARLINGTONS Betrachtungsweise sind es 4 terminale Chiasmata, die die Elemente zusammenhalten. Die zusammenhaltende Kraft wird indessen nicht immer nur von terminalisierten Chiasmata ausgeübt, sondern auch von interstitiellen, weshalb das Tetravalentenaussehen dann komplizierter wird (Fig. 28 b). Wie die folgenden meiotischen Phasen bei diesem interessanten Typ verlaufen, ist mir leider unbekannt. Doch deutet während der Interkinese angetroffene Zwergkernbildung zwischen den beiden Tochterkernen auf gewöhnlich vorkommende Nachzügler.

Tabelle VIII.

F$_2$ *von* ***2M33.***

Pflanze	Mikrosporenentwicklung				Makrosporenentwicklung		
	P. M. Z.	Meiosis	Vitalität des Pollens	Anzahl Exinerippen am Pollen	E. M. Z.	Meiosis	Ovulum
2Ms1	Normal	Normal	Normal	6—(7)	Normal	Bleibt aus	Normal, aber keine E. S. werden ausgebildet.
2Ms2	Normal	Normal, bleibt aber zuweilen aus	Hoher Prozentsatz letal	6—7	Normal	Bleibt aus	D:o.
2Ms3	D:o	Normal	Normal	6—7	unbekannt.		
2Ms4	D:o	D:o	Hochgradige Letalität; nur in wenigen Fächern etwas vital	6—7	Normal	Bleibt aus	Normal, aber ohne E. S.
2Ms5	D:o	D:o	Alle letal, ausser in wenigen Fächern mit einigen vitalen Pollen	6—7	Degenerieren frühzeitig	Bleibt aus	Ovulumbildung gehemmt in frühem Stadium.
2Ms6	D:o	D:o	Nicht wenige letal	6—(7)	Normal	Erfolgt zuweilen	Vereinzelt mit einem E. S.
2Ms7	Degenerieren früh	Bleibt aus	Nicht vorhanden		Degenerieren früh	Bleibt aus	Normal, aber keine E. S.
2Ms8	Normal	Normal	Nicht wenige letal	7—(8)	Normal	Erfolgt selten	Zuweilen junge E. S., die anscheinend nicht über das Wachstum im Sporangium hinausgelangen können.
2Ms9	D:o	D:o	D:o	6—7	D:o	Erfolgt oft	Normal und nicht selten mit einem E. S.
2Ms10	D:o	Normal, erfolgt aber nicht immer	D:o, aber ausserdem übriggebliebene Archesporzellen, die wie degenerative Riesenpollen aussehen	(5)—6—(7)	D:o	Normal	Normal, oft mehrere E. S. in jedem Ovulum.
2Ms11	D:o	Normal	Nicht wenige letal	6—8	D:o	D:o	D:o.
2Ms12	D:o	D:o	Fast völlig vital	6	D:o	D:o	Normal, aber ganz ohne E. S.
2Ms13	D:o	D:o	D:o	6—7	D:o	Bleibt aus	Ovulumentwicklung bisweilen gehemmt.
2Ms14	Äusserst variabel, Degeneration erfolgt in verschiedenen Stadien, keine Pollenentwicklung				Degeneration erfolgt in verschiedenen Stadien, die Integumententwicklung ist gestört.		
2Ms15	Normal	Normal	Nicht wenige letal	6—(7)	Normal	Bleibt aus	Normal, aber keine E. S.

Die Pflanze ***4M15*** *und* ***4M30*** (Fig. 28 f—g). Diese Typen wurden verwildert im Bergianischen Garten angetroffen. Der Pollen ist normal und die Fertilität normal. Während der Diakinese und Methaphase I treten 1 oder selten 2 Chromosomenpaare asyndetisch auf. Die folgenden Phasen sind in der Hauptsache normal. Vereinzelt beobachtet man während der Interkinese, dass die Tochterkerne durch eine dünne Chromatinbrücke zusammengehalten werden, die

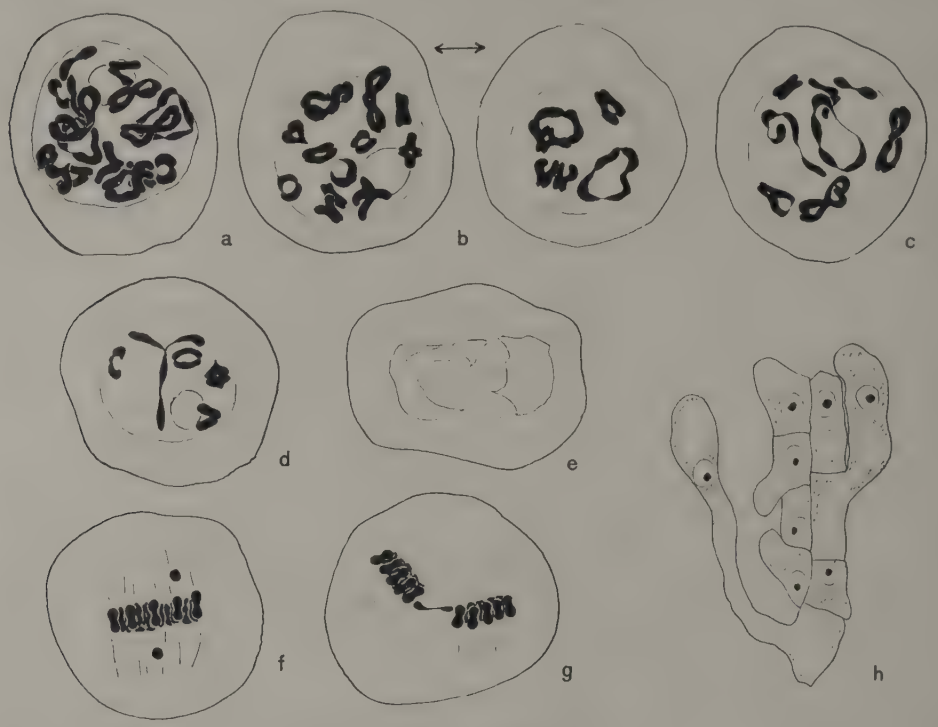


Fig. 28. Die Meiosis bei anormalen *Galium 4-Mollugo*-Typen. a—e der Typ *4Mv*. a Diakinese mit 6 Tetravalenten, b d:o mit 5 oder 6 Tetravalenten, c—d Diakinesekernfragment. e Interkinese mit Zwergkernbildung, f Metaphase I bei *4M30*, g Metaphase II bei *4M15*, ein Univalent, das nicht während I völlig geteilt worden ist, hält die beiden Platten zusammen, h keimende Makrosporen bei *4M42*.

von Kernmembranmaterial umhüllt ist, also ein an der Mitte stark eingeschnürter Restitutionskern.

Pflanze ***4M42*** (Fig. 28 h). Der Typ wurde verwildert im Bergianischen Garten angetroffen. Die Meiosis in den Pollenmutterzellen und in den zentralen Embryosackmutterzellen verläuft normal. Der Pollen ist normal. Unzählige Makrosporenschläuche dringen in die Mikropyle ein, trotzdem ist das Individuum bei freiem Abblühen fast ohne Samenbildung, nur hier und da ist in den Blütenständen ein Same aufzufinden.

Pflanze ***4Mb*** (Fig. 29—30). Material von diesem interessanten Typ ist in dem Botanischen Garten in Bonn eingesammelt worden, woselbst er noch unter dem Namen *Galium aetnicum* in Kultur ist. Er ist indessen ein typisches *Galium Mollugo*.

Die fragliche Pflanze ist durch ihre meistens unregelmässige Meiosis und durch die grosse Variation gekennzeichnet, die sie in ihren meiotischen Verläufen aufweist. Schon bei den prämeiotischen Teilungen dürften Unregelmässigkeiten vorkommen. Diese sind von zweierlei Art: 1) Störungen in der Wandbildung, was zur Entstehung mehrkerniger Pollenmutterzellen führt, 2) Entstehung hochpolyploider Pollenmutterzellen. Wie die Kerne dieser letzteren gebildet werden, ist unbekannt. Die Möglichkeit einer Kernfusion in den mehrkernigen Pollenmutterzellen ist nicht ausgeschlossen, aber auch nicht die Möglichkeit von Restitutionskernen. Mit Rücksicht darauf, dass bei der Nachkommenschaft zweifellos Kernfusionen in den mehrkernigen Pollenmutterzellen erfolgen, halte ich das erstere für das wahrscheinlichste.

Ein Studium der Struktur der Prophasekerne ist leider nicht möglich gewesen. Bemerkenswert ist, dass einige Kerne lange in Prophase verbleiben (Fig. 29 a—f), sodass eine Teilung nie erfolgt. In diesen Fällen werden die Zellwände zwischen den Pollenmutterzellen in gewöhnlicher Weise aufgelöst. Das Plasma der Pollenmutterzelle rundet sich ab, und die Zelle wird von einer Hülle, einer Art Exine, umgeben. Diese stimmt jedoch nicht mit der Exine überein, die sich um die Pollenkörner herum bildet, sondern sammelt sich um die Zelle herum als Tropfen, die sich später zu einer strukturlosen Kruste zusammenballen. Danach wandelt sich indessen oft diese Kruste zu einer Hülle um, in welcher Strukturen wahrgenommen werden können. In Fig. 30 o—r sieht man nach innen hin eine Schicht mit kreisförmig verlaufenden Zügen, nach aussen hin eine mit radiären Zügen. In diesem letzteren Falle platzt oft die Hülle an einem Punkt, und das Plasma gleitet in Form eines kurzen und breiten Schlauches hinaus. Ob diese eine Art Keimung ist oder nur morphologisch daran erinnert, mag dahingestellt bleiben. Ausgeschlossen ist nicht, dass es ganz einfach ein Fixierungsartefakt ist. Gleichwie die Pollenmutterzellen mehrkernig sein konnten, so können auch diese mit »Pseudoexine» umgebenen Körner mehrkernig sein.

In den Fällen, wo die Pollenmutterzelle eine Reduktionsteilung erfährt, ist die Syndese meistens gestört. In diesen Fällen liegt eine nicht geringe Variation vor. Die Zahl der Univalenten kann zwischen 0 und 44 wechseln. Einige wenige Kerne zeigen volle Syndese, d. h. 22 Gemini, selten wird ein Tetravalent angetroffen. In Kernen, in welchen 22 Gemini vorkommen, sind diese oft sehr kontrahiert und werden durch ein einziges Chiasma zusammengehalten. In Diakinesekernen, wo die Syndese stark oder total ist, kann man beobachten, dass die Univalenten oft zu zweien, nahe beieinander liegen, und zwar in einer solchen gegenseitigen Lage, dass ihre »homotypen» Längsfurchen oft in einer Linie liegen (Fig. 29 g—h). Meistens kann man dann auch einen diffusen Konnex zwischen ihnen sehen.

In Zellen, in welchen die Syndese normal gewesen ist, wird eine normale Metaphase gebildet. Wenn nur während der Diakinese einige wenige Univalente auftreten, bleiben diese in der Spindel liegen, während die vorhandenen Gemini sich in den Äquator einordnen. Die Zellen mit totaler oder fast totaler Asyndese machen eine semiheterotype Teilung durch mit über die Spindel zerstreuten

Univalenten. Die in der Spindel liegenden Univalenten können zuweilen je zwei oder mehr einander genähert sein (Fig. 29 j—q).

Wo eine normale Metaphase gebildet worden ist, verläuft die Anaphase I regelmässig, d. h. es werden zwei Tochterkerne gebildet. Wo die Asyndese schwach gewesen ist, werden verschieden grosse Interkinesekerne, überzählige Kerne oder ein an der Mitte stark eingeschnürter Restitutionskern erhalten. Ein Teil der Univalenten, die noch in der Spindel liegen, wenn die Geminipartner die betreffenden Pole erreicht haben, wird halbiert. Während der semiheterotypen Verläufe verteilen sich die Univalenten wahllos und wandern ungeteilt nach den Polen hin, am Ende des Verlaufes stellen jedoch oft einige sich in den Äquator zu einer Art Metaphase ein und teilen sich. Das Resultat der semiheterotypen Verläufe ist eine sehr unregelmässige Verteilung der Elemente auf die beiden Tochterkerne oder ein Restitutionskern. Seltener führen sie zur Bildung von Extrazwergkernen.

Statt Interkinesekernen sieht man nicht selten sehr eigentümliche diakinese-ähnliche Kerne. Die regellos verteilten Univalenten bleiben anscheinend intakt innerhalb der gebildeten Kernmembranen liegen. Die Chromosomen repellieren auch einander, weshalb die Kerne, in welchen sie auftreten, ganz so wie die früher vorkommenden asyndetischen Diakinesen aussehen. Als Resultat der ersten Teilung können demnach statt Interkinesekernen ein oder zwei Kerne in »Pseudodiakinese» erhalten werden. In den Fällen mit zwei Kernen kommt es zur Anlegung einer Zellwand zwischen ihnen, die ursprünglich simultane Teilung ist also in eine sukzedane übergegangen. Die gebildeten Restitutionskerne können, ob sie nun als Interkinese- oder als Pseudodiakinesekerne auftreten, ein sehr wechselndes, oft äusserst merkwürdiges Aussehen haben (Fig. 30 c).

Die zweite Teilung verläuft für eine ganze Reihe Zellen, gleichgültig ob die Anzahl ihrer Kerne 1, 2 oder mehr ist, normal und führt demnach zur Ausbildung von Pollen variabler Grösse und verschiedenen Aussehens. Ist als Resultat der ersten Teilung ein stark eingeschnürter und gebogener Restitutionskern entstanden, so können die beiden Lappen sich wie zwei mehr oder weniger voneinander unabhängige Kerne verhalten. Hierdurch kann der Restitutionskern aufgespaltet werden, statt zweier Tochterkerne werden dann drei oder vier gebildet. Auf diese Weise kommt eine Reduktion der Chromosomenzahl zustande. Um dies zu erreichen, bilden die Lappen verschiedene Spindelfiguren aus, die in verschiedenen Ebenen liegen. Einen hiermit völlig gleichwertigen Verlauf konstatierte ich bei *Bouvardia*-Bastarden (FAGERLIND 1936 c). Ist der Restitutionskern extrem gebogen gewesen, so kann die Teilung II hochgradig gestört verlaufen. Es kommt nicht zur Ausbildung eines ordentlichen Äquators, sondern die Chromosomen werden nach verschiedenen Richtungen hin »ausgespieen» und können einen Kranz um die Zelle herum bilden. Als Resultat kann ein octoploider ringförmiger Kern erhalten werden. Das gewöhnlichste ist jedoch, dass solche Zellen vorher degenerieren.

Nach »Pseudodiakinese»-Bildung degeneriert oft die fragliche Zelle, doch habe ich einen wahrscheinlichen Fall von Weiterentwicklung eines »Pseudodiakinesekerns» gesehen. So zeigt Fig. 30 e, dass wir aufs neue einen semihetero-

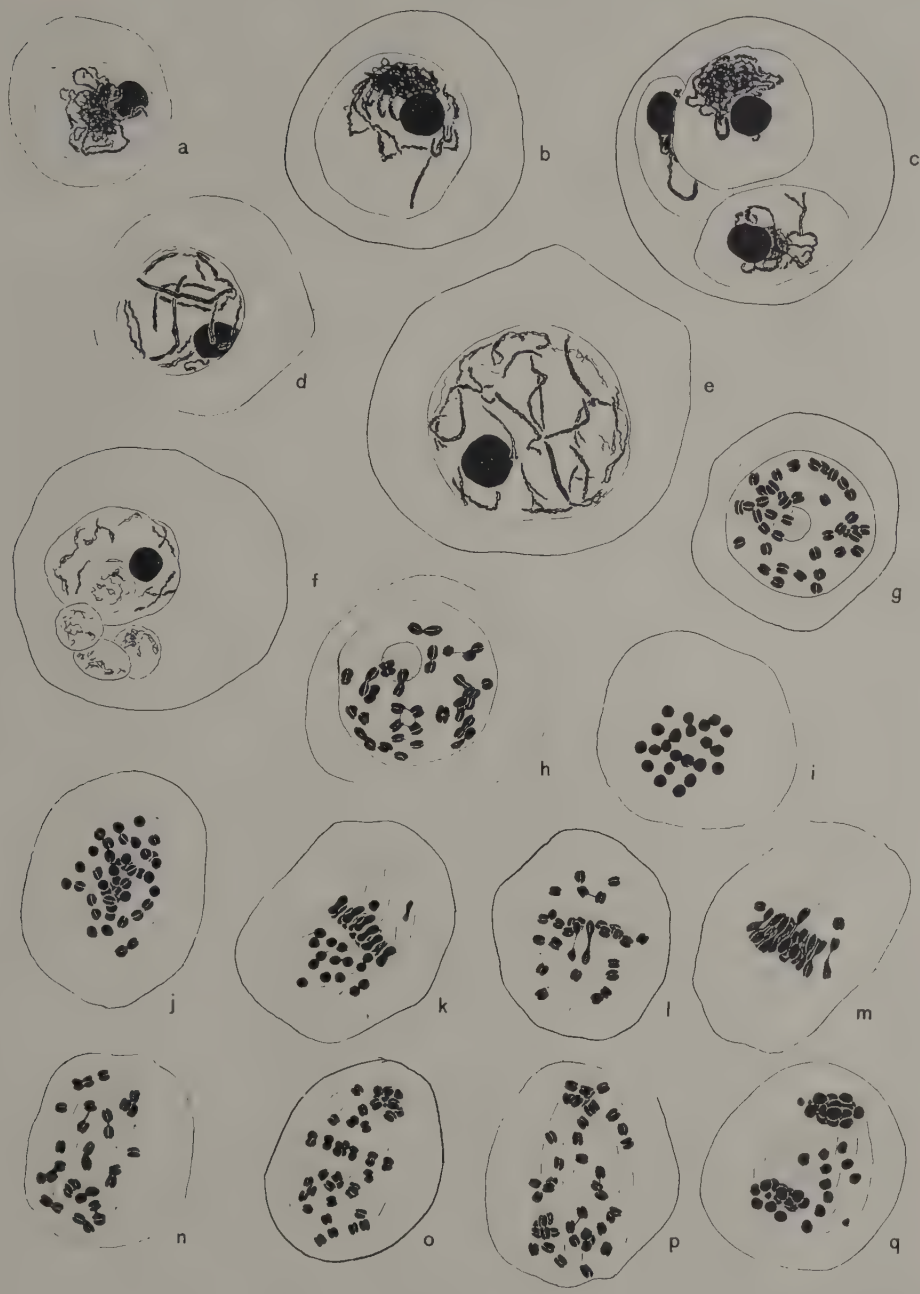


Fig. 29. Die Meiosis bei dem anormalen *Galium 4-Mollugo*-Typ *4Mb*. a—f P. M. Z., deren Kerne das ganze Leben hindurch, sich in Prophase befinden (alle sind von demselben Fach), g—h total oder kräftig asyndetische Diakinesen, i Metaphase I von einer »normalen» Zelle, j—q Meta- und Anaphasen von mehr oder minder kräftig asyndetischen Zellen.

typen Teilungsverlauf erhalten. Fig. 30 l zeigt eine Teilung mit einer grossen Anzahl kleiner Chromosomen. Sie lässt kaum eine andere Erklärung zu, als dass in einer Interkinese von normalem oder »pseudodiakinetischem» Aussehen die Elemente vor der Metaphasenbildung gespalten worden sind. Auch bei diesen kleinen Elementen, ist eine deutliche Längsfurche wahrnehmbar.

Die »Pseudodiakinese»-Bildung ist nicht auf die erste Teilung beschränkt, sie kann auch am Ende der zweiten eintreten. Sowohl Tetraden als auch eben voneinander gelöste junge Pollenkörner sind mit Kernen in »Pseudodiakinese» angetroffen worden (Fig. 30 m). Die »Pseudodiakinese» ist demnach als eine Telophase aufzufassen, in welcher jedoch die Chromosomen keine Veränderungen erfahren, sondern intakt liegenbleiben, so wie sie während der vorhergehenden Phase beschaffen waren.

Wie bereits erwähnt, kann die Zytokinese gestört sein, was zur Entstehung der eigentümlichen Riesenpollenkörner führte. Aber auch wo Meiosis vorgelegen hat, können Störungen der Zytokinese vorkommen, was zu sukzedanem Teilungstypus oder zu unvollständiger Wandbildung führt. Dies hat zur Folge, dass die Pollenkörner mehr oder weniger zusammenhängen (Fig. 30 n).

Die oben beschriebenen Unregelmässigkeiten während der Mikrosporogenese kommen sehr verschieden lokalisiert vor. In der Regel liegt jedoch dieselbe Abnormität in mehreren benachbarten Zellen vor, oft in einem ganzen Pollenfach, einem ganzen Staubgefäss oder sogar einer ganzen Blüte. Weniger gewöhnlich ist, dass einzelne Pollenmutterzellen, umgeben von normalen, sich abnorm verhalten. Sämtliche grösseren oder kleineren Zellengruppen, bei denen die Unregelmässigkeiten vorkommen, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie in ihrer Entwicklung verspätet, und zwar nicht selten beträchtlich verspätet sind; je mehr verspätet sie sind, um so unregelmässiger ist auch ihre Entwicklung.

In einer ganzen Reihe Pollenfächer degeneriert der Inhalt vollständig, und zwar geschieht dies in den verschiedensten Stadien der Entwicklung. Andere Fächer enthalten nur eine geringe Anzahl Pollenzellen normalen Aussehens; solche Pollenfächer öffnen sich nie. Nur wenige Pollenfächer öffnen sich; diese enthalten Pollenkörner, einige von normalem Aussehen, wenn auch von wechselnder Grösse, die meisten aber nur aus leeren Exinekappen bestehend. Für den Pollen aus Pollenfächern, die sich selbst geöffnet hatten, habe ich auf Grund des Aussehens der Körner eine Vitalität von 18 % berechnet. Die Exine des vitalen Pollens hat 6—7 Rippen, grössere unreduzierte Pollen haben 9 Rippen.

F_1 von ***4Mb***. Bei einem Besuch in Bonn im Spätsommer 1934 sammelte ich sämtliche Samen, etwa 60 Stück, ein, die an dem Individuum 4Mb vorhanden waren. Die Samenbildung ist als sehr schlecht anzusehen. Da die Pollenvitalität bei 4Mb gering ist, muss man annehmen, dass Pollination von einem fremden Individuum her geschehen ist. Von den eingesammelten Samen keimten jedoch nur 9. Einige von den F_1-Pflanzen boten Charactere dar, die auf Einmischung von *Galium verum* deuten. Offenbar ist ein Teil des Pollens von einem Exemplar *Galium 2MV* hergekommen, das im Bonner Botanischen Garten nicht weit von *4Mb* wuchs. Die niedrige Keimziffer, welche die Samen von

Fig. 30. Die Meiosis bei dem anormalen *Galium 4-Mollugo*-Typ *4Mb*. a—b Anaphase I von »normaler» Zelle, c Fach mit reichlicher Restitutionskernbildung, d anormale Interkinese, sog. »Pseudodiakinese», e anormale Teilung II nach früherer »Pseudodiakinesebildung»(?), f Metaphase II von normaler Zelle, g—h Metaphase II von asyndetischer Zelle, i—l Anaphase II von d:o, m junge Pollenzellen mit »Pseudodiakinesen», n Pollen, o—r P. M. Z. mit »Pseudoexinebildung».

4Mb aufwiesen, liesse sich dadurch erklären, dass die übrigen Embryonen mit aberranten Zahlen enthielten, und dass diese nicht entwicklungsfähig sind.

Unter den 9 Individuen in F_2 von *4Mb* können, was die Mikrosporogenese betrifft, vier verschiedene Typen unterschieden werden.

Typ I (vertreten durch die Pflanzen *4Mb5* und *4Mb9*). Störungen der Syndese sind äusserst selten. Wo sie vorkommen, handelt es sich nur um ein oder in seltenen Fällen zwei Chromosomenpaare. Bilder, die auf prämeiotische Störungen deuten, sind nicht beobachtet worden. Der Pollen ist gleichmässig ausgebildet (Rippen bei *4Mb9* 7—(8), bei *4Mb5* 6—7) und nur selten letal. Wie bei der ganzen F_2-Generation kommt es vor, dass Pollenmutterzellen nicht normal sondern aberrant wie bei dem Mutterindividuum sich entwickeln. Die Staubbeutel öffnen sich am meisten.

Typ II (vertreten durch *4Mb3*). Einige wenige (1—3) Chromosomenpaare treten regelmässig asyndetisch auf. Die Univalenten treten als Nachzügler während Teilung I auf; sie können sich teilen. Nachzügler sind gewöhnlich auch während Teilung II. Die Chromosomen verteilen sich ungleichmässig, weshalb der Pollen eine etwas ungleichmässige Grösse aufweist. Pollenletalität kommt vor. Die Staubbeutel öffnen sich in der Regel.

Typ III (vertreten durch *4Mb1*, *4Mb2*, *4Mb4*, *4Mb7*, *4Mb8*) (Fig. 31—32). Die hierhergehörigen Individuen sind nicht identisch in ihren meiotischen Verhältnissen, werden aber zusammen behandelt, weil sie dieselben Abweichungen, in verschieden hohem Grade, aufweisen.

Die Syndese kann absolut sein und ist es oft. Tetravalente sind jedoch sehr selten. Schwach herabgesetzte Syndese ist nicht gerade gewöhnlich. In einzelnen Fächern ist die Asyndese kräftig, was zur Bildung von Nachzüglern, die sich teilen oder ungeteilt bleiben, zu Zwergkernbildung oder oft zu Restitutionskernbildung führt. Restitutionskerne können auch während der Teilung II gebildet werden. Die während der Teilung I gebildeten Restitutionskerne können während Teilung II »reduziert» werden. Das Resultat der Meiosis ist variable Pollengrösse, der Pollen ist annähernd reduziert, unreduziert oder »dupliziert». Die Unregelmässigkeiten liegen zumeist in grossen Gruppen von Pollenmutterzellen, oft in einem ganzen Fach, vor, weshalb einige Fächer mit normalem, andere mit unreduziertem oder vielleicht »dupliziertem» Pollen gefüllt sind. Die Anzahl der Exinerippen ist daher verschieden in verschiedenen Fächern. Bei der Pflanze *4Mb1* haben die reduzierten Körner 6—7 Rippen. Riesenpollen sind angetroffen worden mit 9 Rippen; sie sind als unreduziert anzusehen. Fig. 32 a zeigt von dieser Pflanze Schnitte durch ein Staubgefäss; in dem einen Fach finden sich Pollenkörner mit 6—7 Rippen, in dem anderen solche mit 11 Rippen. Der Rippenzahl nach zu urteilen, ist dieser Pollen »dupliziert». Bei der Pflanze *4Mb2* ist einmal ein Fall von »Pseudodiakinese» angetroffen worden. Bei dieser Pflanze ist sukzedane Wandbildung nach abnormen Teilungen nicht gerade ungewöhnlich; solche kommt auch bisweilen bei den anderen hierhergehörigen Typen vor. Die Pflanze *4Mb1* weist Störungen der Prämeiosis auf, die teils zur Bildung mehrkerniger Pollenmutterzellen, teils zur Bildung solcher mit Riesenkernen führen. Die Pollenletalität ist verschieden bei den verschiedenen Pflanzen.

Bei *4Mb4* und *4Mb7* sind die meisten Pollen vital, bei *4Mb8* die meisten letal. Es ist klar, dass der Letalitätsgrad grösser ist als der Grad der meiotischen Störungen. Nur Fächer mit geringer Pollenletalität öffnen sich, diese können jedoch Riesenpollen enthalten,

4Mb8 zeigte im Sommer 1935 — es war dies das erste Mal, dass *4Mb8* blühte — ganz andere Verhältnisse (Fig. 32 b—c) als die eben beschriebenen.

Fig. 31. Die Meiosis bei den anormalen *Galium M4-ollugo*-Typen *4Mb1*, *4Mb2*, *4Mb4*, *4Mb7* und *4Mb8* (= F_1 von *4Mb*). a Diakinesefragment mit Univalenten und »lose» Gemini, b Metaphase I mit zwei Univalenten, c Anaphase I, die Univalenten zeigen Teilungstendenz, d—f Metaphase II (alle aus demselben Fach), g, i—j Anaphase II, h, k Telophase II 1 Fach, worin Restitutionskerne in I, II oder I und II gebildet sind, m Fach mit Zellen in Interkinese, sukzedane Wandbildung und ein Fall von »Pseudodiakinese»-Bildung kommt vor.

Die Pflanze zeichnete sich damals dadurch aus, dass, ausser in äusserst seltenen Ausnahmefällen, eine Meiosis nicht erfolgte. Die Pollenmutterzellen degenerierten früh oder blieben selten sehr lange intakt. Im letzteren Falle wurde sie schliesslich von »Pseudoexine» umgeben. Mangelnde Wandbildung während der Prämeiosis war gewöhnlich, und mehrere Bilder wurden angetroffen, die deutlich für das Vorkommen reichlicher Kernfusionen sprachen. Die Meiosis konnte nicht studiert werden, teils weil sie selten war (nur vereinzelte degenerierte Pollenkörner, hier und da in einem Fach, sprechen dafür, dass sie stattfinden

kann), teils weil *4Mb8* im Jahre 1935 nicht genügend viele Blütenknospen angesetzt hatte.

Typ IV (vertreten durch *4Mb6*) (Fig. 33). Dieser Typ bietet grosse Ähnlichkeiten mit dem Mutterindividuum dar, ist aber vielleicht noch abnormer. Die Syndese in den Kernen ist oft gestört und variiert stark von Fach zu Fach, Wie bei den übrigen *4Mb*-F_1-Pflanzen sind die Abnormitäten auch mit zeitlichen Störungen verbunden. Fig. 33 a zeigt ausser einer Anzahl Gemini im Äquator 10 Univalente, die in der Spindel zerstreut liegen. Die Univalentenzahl ist je-

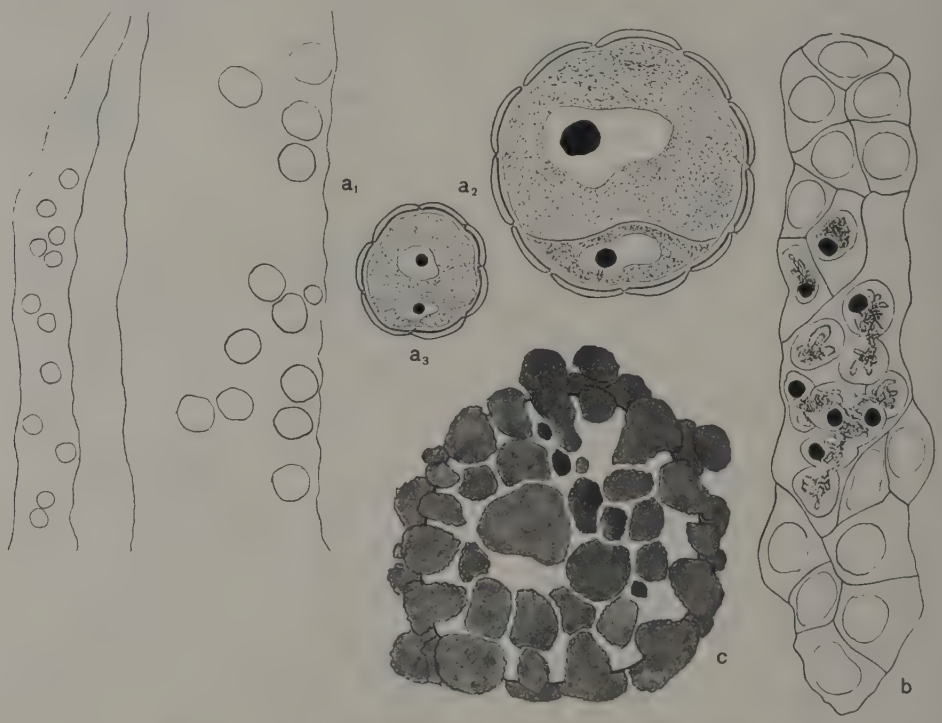


Fig. 32. a_1 Längsschnitt eines Staubgefässes bei dem anormalen *Galium 4-Mollugo*-Typ *4Mb1* (= F_1 von *4Mb*), in dem linken Fach Pollen normaler Grösse (a_3), in dem rechten beinahe nur Pollen gigantischer Grösse (a_2), b Archespor mit Kernverschmelzungen bei *4Mb8* im Sommer 1935, c P. M. Z. mit »Pseudoexine» bei *4Mb8* im Sommer 1935.

doch oft grösser und nähert sich häufig der denkbar maximalen. Einige der Univalenten zeigen Teilungstendenz. An den verschiedenen Polen werden Dyadenkerne mit verschiedener Anzahl Chromosomen, oder auch werden Restitutionskerne oder seltener Zwergkerne gebildet. Diese Kerne werden oft »Pseudodiakinesen». In den »Pseudodiakinesen» können hier, was ich bei der Mutterpflanze nicht beobachtet habe, geminiähnliche Bildungen wahrgenommen werden. Sind es wirkliche Gemini, so ist bei diesen, als die Kernmembran angelegt wurde, noch keine Teilung eingetreten, und sie sind auch später intakt geblieben. Eine Zellwand wird oft zwischen den »pseudodiakinetischen» Dyadenkernen angelegt, also eine sukzedane Wandbildung. In Fig. 33 f ist eine Wand sogar an-

Fig. 33. Die Meiosis bei dem anormalen *Galium 4-Mollugo*-Typ *4Mb6* (= F_1 von *4Mb*). a—c Meta- und Anaphase I, die Univalenten werden wahllos verteilt oder gespaltet, d—g Interkinese, »Pseudodiakinesebildung», Restitutionskernbildung und sukzedane Wandbildung, g—k Teilung II, l die Chromosomen sind innerhalb der Kerne geteilt worden(?), m Tetrade mit »Pseudodiakinesen», n mehrzellige »Tetrade».

gelegt worden, obwohl Restitutionskernbildung stattgefunden hat. Wie bei *2M3* —*2M5* schneidet vermutlich die Wand später den Kern durch. Die »Pseudodiakinesekerne» können später wahrscheinlich eine Teilung erfahren. Als Resultate der Teilung solcher Kerne betrachte ich Bilder, wie sie in Fig. 33 g—j wiedergegeben sind. Möglicherweise werden die Chromosomen während der (»pseudodiakinetischen»?) Interkinese (Fig. 33 l) geteilt. »Pseudodiakinesen» sind auch in den Tetraden beobachtet worden (Fig. 33 m). Der fertige Pollen ist hochgradig letal, Polyaden und Riesenpollen kommen vor. Die Pollenfächer öffnen sich in der Regel nie.

F_2 von **4Mb**. Reichlicher blühten 1935 nur *4Mb1, 4Mb2* und *4Mb4*, weshalb nur von diesen eine Filiargeneration hat erhalten werden können. Als Vaterpflanze wurde die normalen *4M1302, 4M1303* und *4M1304* (die alle von normalen Eltern stammten) verwendet. Die Individuen, die 1936 blühten, können etwa wie in Tabelle IX verteilt werden.

Pflanze **4Ma**. Die Pflanze wurde von mir im Sommer 1933 auf einem Rasen vor dem Gebäude der Kgl. Akademie der Wissenschaften bei Frescati-Stockholm angetroffen. Die Pflanze fiel teils durch ihre kleinen Blüten, teils dadurch auf, dass die Blütenkronen nicht weiss, sondern von derselben grünweissen Farbe waren, die *Galium Vaillantii* von *aparine* unterscheidet. Die Pflanze war rein weiblich, denn sämtliche Staubbeutel schrumpften, bevor die Blüten sich entfalteten. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigte es sich, dass Archesporzellen sich normalerweise in den Staubbeuteln, die von normaler Grösse sind, herausdifferenzierten, dass die Meiosis völlig synchron und überall in völlig normaler Weise erfolgte, d. h. dass Gemini und Tetravalente, diese in geringer Anzahl, vorlagen. Pollentetraden von normalem Aussehen wurden gebildet. Die Wände der Pollenmutterzellen schwanden, und die Tetraden begannen sich aufzulösen. Gleichzeitig hiermit nahmen indessen die Tapetenzellen enorm an Volumen zu, verloren ihre gemeinsamen Wände und wurden so mehrkernig. Die in Auflösung befindlichen Tetraden wurden auf diese Weise nach der Mitte des Faches verdrängt und degenerierten dort, eingebettet in einem mehrkernigen Synzytium von Tapetengewebe.

Nachkommenschaft von 4Ma. Die Pflanze *4Ma* und Nachkommen derselben sind als Mutter bei einigen Kreuzungsversuchen verwendet worden. In sämtlichen Fällen hat die Nachkommenschaft aus Individuen bestanden, die die Eigenschaften der Mutterpflanze besitzen, was Pollenbildung, Pollendegeneration und Tapetumentwicklung betrifft. Folgende Kombinationen liegen vor (die Vaterpflanze *4M26* ist völlig normal).

4Ma nach freiem Abblühen	146	Individuen
4Ma × *4M26*	120	
(diese sind numeriert worden *4Ma001—4Ma120*)		
Summe F_1-Individuen	266	

4Ma001 rückgekreuzt mit dem Vater	30	Samen	23	Individuen
4Ma002 » » » »	58	»	57	»
4Ma004 » » » »	18	»	14	»
4Ma005 » » » »	4	»	2	»
4Ma006 » » » »	16	»	0	»
4Ma007 » » » »	45	»	41	»
4Ma008 » » » »	163	»	124	»
4Ma009 » » » »	13	»	9	
4Ma010 nach freiem Abblühen			26	
4Ma011 » » »			21	»
4Ma012 » » »			152	»

Tabelle IX.

F_2 von 4Mb.

Typ Nr.	Eigenschaft	*4Mb1* × *4M1302*	*4Mb1* × *4M1303*	*4Mb1* × *4M1304*	*4Mb2* × *4M1302*	*4Mb4* × *4M1302*
A	Meiosis und Pollenbildung normal. Die Pollenletalität wechselt, ist aber nimmer 0 oder 100 %		7	2	1	5
B	Wie Typ A, in vereinzelten Fächern kommen aber P.M.Z. vor, die keine Meiosis durchmachen, sondern in ihrer Entwicklung auf dem Prophasestadium verbleiben	4	1	1	3	
C	Wie Typ A, nicht selten kommt aber schwache Asyndese vor		2		9	
D	Wie Typ A, nicht selten kommen aber in ihrer Entwicklung verspätete P.M.Z. vor, die gekennzeichnet durch Asyndese, Semiheterotypie, Riesenpollenbildung »Pseudodiakinesebildung», »Pseudoexinebildung» u. a. sind.		5			
E	Meiosis normal. Sich nicht entwickelnde P.M.Z. kommen aber nicht selten vor. Der gebildete Pollen ist ganz letal. Die Fächer öffnen sich nicht.				1	
F	Die Entwicklung folgt in verschiedenen Regionen dem Typ B, C, D, E oder G. Die Fächer öffnen sich nur ganz selten.	3	1	1	5	
G	Pollen wird äusserst selten gebildet. Die aller meisten P.M.Z. verbleiben in Prophase. Die Wände werden oft aufgelöst, und ein- bis vielkernige Plasmamassen runden sich ab und sind bisweilen mit »Pseudoexine» umgeben. Die Kerne verschmelzen oft miteinander. Zuweilen erfolgt eine äusserst verspätete, stark asyndetische Meiosis, wobei »Pseudodiakinesenbildung» in Dyade und Tetrade gewöhnlich ist. Die Fächer öffnen sich nimmer.	2	1			
H	Meiosis kommt nie vor, sonst wie G.	2	2			
	Summe	11	19	4	19	5

4Mao14	nach freiem	Abblühen	. . . . .	64	Individuen
4Mao15	»	»	»	12	
4Mao17	»	»	»	35	»
4Mao18	»	»	»	5	»
			Summe F_2-Individuen	585	Stück

Die Pflanzen ***4Mse1—4Mse5***. Diese fünf Pflanzen wurden aus Samen erhalten, die von einem 4M-Typ in der Gegend von Segeltorp, Län Stockholm, herstammten. Die Meiosis scheint völlig normal zu sein. Die Tapetenzellen schwellen beträchtlich an, die Wände zwischen ihnen aber bleiben erhalten. Der Pollen degeneriert in hohem Grade (die meisten Fächer haben nur vollständig letalen Inhalt) im Ein- oder Zweikernstadium. Die Pflanze *4Mse5* weist nicht wenige Fächer mit einigen vitalen Pollenkörnern auf. Die Zahl der Exinerippen beträgt hier (6)—7. 1 Embryosack kommt pro Ovulum zur Entwicklung.

Pflanze ***4M1314***. Diese stellt eine von 22 St., entstanden durch Kreuzung zwischen den normalen *4M22* und *4M10*, dar. Die Geschwisterpflanzen waren normal. Die fragliche Pflanze zeigte frühzeitig geschrumpte Staubgefässe. Schon die Pollenmutterzellen degenerieren vollständig.

C. Störungen bei Galium *8-* und *4-laevigatum*.

Die octoploide Pflanze von *Galium laevigatum* entstand 1934 als alleinige octoploide unter 23 tetraploiden Geschwistern bei Kultivierung von Samen des sog. *Galium polonicum* aus dem Botanischen Garten zu Dorpat. In diesem Garten, den ich im selben Herbst besuchte, kamen in Kultur drei Individuen von gleichartigem Typus vor, alle drei *Galium laevigatum*, aber nicht völlig rein, sondern etwas gemischt mit *Galium verum*, was aus der bei einigen der F_1-Individuen vorkommenden blassgelben Farbe der Blüten und aus ihrem Duft hervorging. Da die Meiosis bei *8-laevigatum* zuerst und überdies am eingehendsten untersucht worden ist, wird sie hier an erster Stelle behandelt. (Fig. 34, 35 a—p).

In den Diakinesekernen sind mehrere Gemini, eine geringe Anzahl Univalente und eine gleichfalls geringe Anzahl Multivalente beobachtet worden. Die Multivalenten bestehen zumeist aus Verbänden von 4 Chromosomen, längere finden sich jedoch, indessen ist die Anzahl der sie bildenden Elemente schwer zu bestimmen. So illustriert Fig. 34 a vielleicht ein Tetravalent und Fig. 34 b ein Octovalent. Nicht wenige Diakinesekerne enthalten jedoch nur Gemine. Eine Detailanalyse ist nicht möglich gewesen; sie ist natürlich erschwert, wenn so viele Elemente vorhanden sind. In einigen Pollenfächern ist der Synchronismus gestört (Fig. 35 c); in solchen Fächern können auf demselben Schnitt in demselben Fach Pollenmutterzellen in Tetradenstadium, im Ruhekernstadium und in allen zwischenliegenden Stadien beobachtet werden. Diakinesen in solchen Fächern zeigen starke und oft vollständige Asyndese. Während der ersten Metaphase sammeln sich Gemini und Multivalente zu einer Äquatorialplatte, die Univalenten liegen in der Spindel zerstreut. In der Anaphase treten reichlich Nachzügler

Fig. 34. Die Meiosis bei *Galium 8-laevigatum*. a—b Diakinesefragment mit Univalenten, Gemini, einem Tetravalent (in a) und einem Octovalent (?) (in b), c Metaphase I von »normaler» Zelle, d—f Anaphase I von asyndetischer Zelle, g—o Metaphase II, p Metaphase II, sukzedane Wandbildung.

auf, bedingt teils durch die Univalenten, die sich bisweilen spalten, teils durch die längeren Multivalenten. Das Resultat sind zwei Tochterkerne mit einer Chromosomenzahl, die mehr oder weniger von der reduzierten abweicht, eine grössere oder geringere Anzahl Zwergkerne oder ein Restitutionskern, der mei-

a
b
c
d
e
f
g
h
q
i
j
k
l
m
n
o
p
r
s

stens in der Mitte eingeschnürt und von bizarrer Form ist. Die eingeschnürten Restitutionskerne, die oft in mehreren Ebenen liegen, teilen sich danach auf eine Weise, welche zeigt, dass ihre verschiedenen Lappen sich wie voneinander unabhängige Kerne verhalten. Statt einer normalen Äquatorialplatte wird so eine Platte erhalten, die in starken Winkeln gebogen ist, und die also in verschiedenen Ebenen liegende Partien hat. Jede solche Partie kann für sich geteilt werden, man erhält so multipolare Spindeln (Fig. 34 g—l). Die Nachzügler in Anaphase I können auch mit sich bringen, dass zwei Tochterkerne gebildet werden, deren jeder mit einem schnabelähnlichen Fortsatz versehen ist, der nach dem anderen Kern hinweist. Dieser Fortsatz kan Chromatin von einer grösseren oder geringeren Anzahl Chromosomen her enthalten. Ist es eine grössere Anzahl, so erhält der Interkinesekern auf seiner dem anderen Kern zugekehrten Oberfläche eine Ausstülpung, deren Chromosomen dann, wenn der Kern in Metaphase II eintritt, einen Äquator bildet, der senkrecht zu dem von dem Rest des Kerns gebildeten, gleichwohl aber in Kontakt mit diesem steht (Fig. 34 m). Auch in diesem Falle werden multipolare Spindeln erhalten. Hierdurch können Zwergkerne gebildet werden.

Die Wandbildung kann bisweilen nach dem sukzedanen Schema erfolgen. Die Auflösung der Wände zwischen den Pollenmutterzellen geschieht nicht in gewöhnlicher Weise, die Wände zeigen eine ausgesprochene Neigung, sehr lange zu persistieren. In einer grossen Anzahl Fächer dürften sie nie aufgelöst werden. Das Aussehen der »Tetraden» ist sehr verschieden (Fig. 35 i—p). Die Form derselben hängt von der Form der Pollenmutterzellen vor dem Eintritt der Meiosis ab.

Die Pollenbildung ist sehr ungleichmässig, Zwergpollen, ausgesprochene Riesenpollen und alle Grössenordnungen dazwischen kommen vor. Die Pollenletalität ist ausserordentlich gross. Die meisten Pollenfächer bleiben ungeöffnet. Was die Entwicklung der weiblichen Gametophyten betrifft, so hat keine Detailanalyse ausgeführt werden können. Asyndese in zentraleren Embryosackmutterzellen deutet jedoch darauf hin, dass hier ähnliche Unregelmässigkeiten vorliegen. Die Samenbildung bei diesem Biotyp ist unbedeutend, 1935 wurden vier Samen erhalten, 1936 ein Dutzend mehr oder weniger wohlentwickelte Samen, obgleich die Pflanze jetzt gross und wohlentwickelt ist und reich blüht.

Der eben beschriebene octoploide Typ ist offenbar durch Chromosomenverdoppelung irgendwelcher Art bei einem der drei in Dorpat befindlichen Galium »*polonicum*»-Individuen enstanden. Als ich Dorpat besuchte, fixierte ich ältere Knospen von einem der drei Individuen und sammelte einige wenige Samen von jedem ein. Später bat ich um Übersendung der drei Individuen von Dorpat, jedoch waren sie inzwischen leider beseitigt worden. Die Pollenprobe zeigte, dass bei dem fraglichen Individuum unreduzierter Pollen in nicht unbe-

Fig. 35. Die Meiosis bei *Galium 8-laevigatum* (a—p) und bei einer der tetraploiden Geschwisterpflanzen (q—s). a Fach, worin nur Restitutionskerne vorkommen, b Fach mit Kernen in Metaphase II nach vorheriger Restitutionskernbildung, c zwei aufeinander folgende Schnitte durch ein Fach mit Synchronstörungen, d »Tetraden», e—h Anaphase II, h Bildung mehrzelliger »Tetraden», i—p vier- bis vielzellige »Tetraden», q Metaphase I, r leichte Synchronstörungen, s Metaphase II, Restitutionskerne sind früher gebildet worden.

deutender Frequenz vorhanden ist. In sämtlichen drei kleinen Nachkommenschaften kommen Typen vor, bei denen unreduzierter Pollen mehr oder weniger gewöhnlich ist. Einer der Nachkommen, ist zytologisch studiert worden (Fig. 35 q—s).

In den meisten Fächern bei dieser Pflanze treten in grösserer oder geringerer Anzahl Pollenmutterzellen auf, die in ihrer Entwicklung mehr oder weniger verspätet sind. Die Diakinese in diesen zeigt eine wechselnde Anzahl Univalente, in Metaphase I und Anaphase I weisen diese Zellen Univalente bzw. Nachzügler auf. Restitutionskerne sind nicht selten, in gewissen Fächern gewöhnlich. In seltenen Fällen ist die Wandbildung sukzedan. Eingeschnürte Restitutionskerne können in Teilung II sich wie zwei wenigstens teilweise voneinander unabhängige Kerne verhalten. In den »Tetraden» werden die Wände, wenn infolge vorhergehender Restitutionskernbildung nur 2 Kerne vorhanden sind, früher angelegt, als wenn 4 Kerne vorhanden sind. Ist durch wiederholte Restitutionskernbildung in der »Tetrade» nur ein Kern erhalten worden, so kann dieser durch die Wand zerschnitten werden. Der normale Pollen hat (5)—6—(7) Rippen. Der unreduzierte Riesenpollen hat 8—9 Rippen. Die Fächer öffnen sich. Die Pollenletalität ist ausgesprochen, aber nicht abnorm stark.

D. Störungen bei *Galium verum*.

Bei *Galium Mollugo* zeigen, obwohl abnorme Typen nicht selten angetroffen werden, die meisten Individuen normale Pollenentwicklung und Pollen. Ganz anders scheint *Galium verum* sich zu verhalten. Sowohl bei *2-verum* wie bei *4-verum* sind in dieser Hinsicht normale Typen seltener als die aberranten. In gewissen Gegenden dürften die normalen sogar als grosse Seltenheiten zu bezeichnen sein. In den Kirchspielen Vagnhärad, Landgemeinde Trosa, und Västerljung sowie Stadtbezirk Trosa ist die Samenbildung bei der überwiegenden Mehrzahl der *Galium verum*-Individuen äusserst gering, viele Individuen machen den Eindruck völliger Sterilität. Vereinzelt trifft man jedoch in diesen Kirchspielen auch Individuen mit einigermassen guter Samenbildung, bis zu 20 %, an. Vermutlich sind es hauptsächlich diese Individuen, die hier für die sexuelle Fortpflanzung der Art sorgen. Hieraus folgt auch, dass sich aus diesen hauptsächlich stärker sterile Typen abspalten müssen.

Die Tabellen X. und XI. veranschaulichen die bei der Mikrosporenentwicklung vorkommenden Störungen, soweit dieselben studiert worden sind. Zweifellos verdient *Galium verum* ein eingehenderes Studium in diesen Hinsichten, als ich es bisher durchzuführen Gelegenheit gehabt habe.

Ausser den oben angeführten sind einige andere *Galium 4-verum*-Typen studiert worden, aber nur bezüglich des Aussehens des fertigen Pollens. Von Skogshyddan, Stadtbezirk Trosa, wurden 6 verschiedene, nebeneinander wachsende Individuen untersucht. Zwei derselben hatten völlig guten Pollen, eines völlig abortiven, und die übrigen letale Körner in reichlicher Menge. Von 5 Individuen, die in Hagberg, Landbezirk Trosa, nebeneinander wuchsen, hatten 4 letalen Pollen in reichlicher Menge, das fünfte war durch stark variierende Pollengrösse

ausgezeichnet. Die Anzahl Exinerippen betrug bei diesem letzteren 5—12, was darauf deutet, dass wechselnde Chromosomenzahlen vorliegen. Von 13 nebeneinander wachsenden Individuen von *4-verum* von Ustad, Kirchsp. Vårdinge, hatte eines ganz vitalen Pollen, 3 wenige letale Körner, 2 hatten vitale Körner von variabler Grösse, deren Exinerippenzahl zwischen 6 und 10 schwankte, die übrigen wiesen starke Pollenletalität auf. Aus der Tabelle und dem Obigen geht hervor, dass sowohl *2-* als *4-verum* von den verschiedensten Standorten durch reichliche Aberrationen der Pollenentwicklung ausgezeichnet sind.

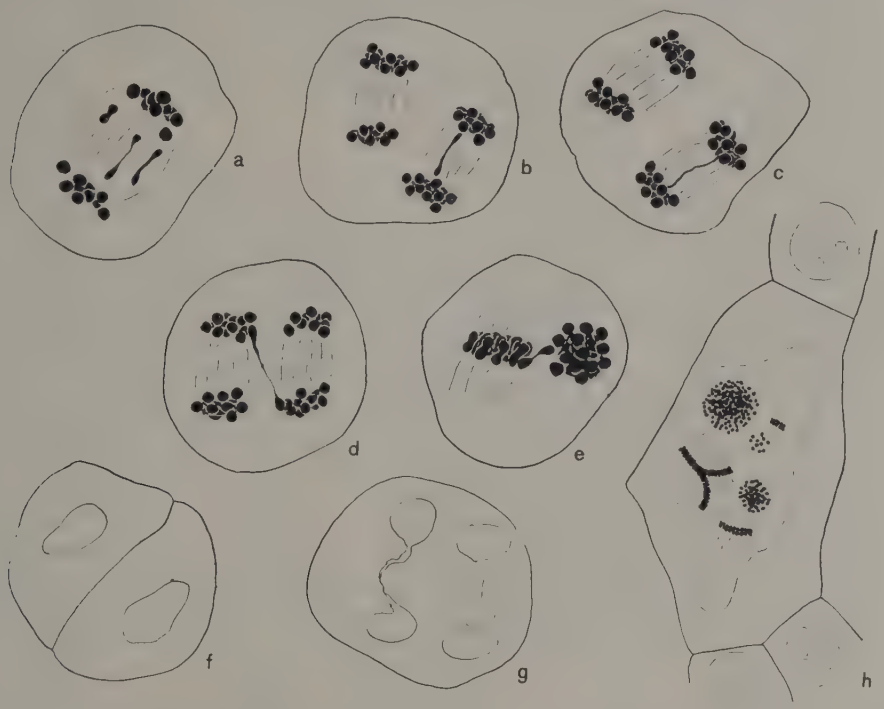


Fig. 36. Die Meiosis bei anormalen *Galieae*-Typen. a Anaphase I bei dem *Galium 2-verum*-Typ *2V29*, b—d Anaphase II bei dem *Galium 4-verum*-Typ *4V4*, e Metaphase II bei dem *Galium 4-verum*-Typ *4Vsj7*, f sukzedane Wandbildung bei d:o, g Telophase II bei dem *Galium 4-verum*-Type *4Vsj4*, h »Synpolyploidie» bei dem *Galium 2-flavicans*-Typ *2F1*.

Von den studierten tetraploiden Typen von *Galium verum* verdient *4Vsj3* eine besondere Beschreibung (Fig. 37).

Während der Prämeiosis ist offenbar die Wandbildung defekt, weshalb nicht selten mehrkernige Pollenmutterzellen angetroffen werden. Es scheint mir ausserdem, als wenn auch schon gebildete Wände während der frühen Prophase wieder aufgelöst wurden (Fig. 37 a). Die Auflösung beginnt dann mit dem Auftreten einer »Vakuole» in der Zwischenlamelle. In den mehr-, oft vielkernigen Pollenmutterzellen liegen die Kerne während der Prophase einander nahe, bisweilen dicht aneinander gedrückt (Fig. 37 a—c). Während der Prophase wird oft sog. Zytomixis beobachtet. In den Diakinesekernen treten Gemini und verein-

Tabelle X.

Beobachtungen über Sporen-, Gametophyten- und Samenbildung bei **Galium 2-verum.**

Typus	Einsammlungsort	Die Beschaffenheit des Mikroarchespors	Die Meiosis in P.M.Z.	Die Beschaffenheit des Pollens	Die Beschaffenheit des Makroarchespors	Die Meiosis in P.M.Z. und das Vorkommen von E.S.	Fruchtbildung
2V1	Zagreb, Südslawien	Normal	Normal	Normal			za. ½ %.
2V9	F_1 von 2V1	Normal	Normal	Die Zellen der Tetrade degenerieren			Unterbleibt ganz.
2V14	Stanimaka, Bulgarien	Normal	Normal	Der Pollen ist äusserlich ganz normal, sein Plasma ist aber voll von Vakuolen			za. 60 %.
2V15	Stanimaka, Bulgarien	Normal	Normal	Normal			za. 65 %.
2V17	Bačkovo, Bulgarien	Normal	Normal	Der Pollen ist meistens leer und deformiert, nur ein kleiner Teil macht einen vitalen Eindruck		Ein E. S. in jedem Ovulum	za. 10 %.
2V19	Zagreb, Südslawien	Normal	Normal	Die Zellen der Tetrade degenerieren	Normal	Die Tetraden degenerieren meistens, sehr selten kommt ein E.S. vor	Unterbleibt ganz.
2V20	Zagreb, Südslawien	Häufig keine oder geringe Wandbildung, P.M.C. fliessen zusammen und degenerieren früh	Nur Prophasestadien kommen vor, dann folgt Degeneration	Kein Pollen vorhanden	Degeneriert bald	E. S. kommen nie vor	1936 kam nur ein Same vor.

2V26	U.R.S.S.			Ein kleiner Teil ist letal		Einige Embroysackschläuche sind beobachet worden	za. $^1/_2$ %.
2V28	Nïs, Südslawien	Normal	Normal	Normal		Ein E.S. in jedem Ovulum	za. 50 %.
2V29 Fig. 36 a	Nïs, Südslawien	Normal	Meistens normal, mitunter kommt schwache Asyndese, mitunter kommen Restitutionskerne vor	Hohe Letalität; Pollen mit za. 6 Exinerippen, Riesenpollen mit 8	Degeneriert meistens bald ganz		Unterbleibt ganz.
2V32	Mukačevo, Slowakei	Normal	Normal	Normal			za. 5 %.
2V33	Mukačevo, Slowakei	Meistens keine oder geringe Wandbildung	In A-I einige nachhinkende Chromosomen	Die Zellen der Tetrade degenerieren vor der Tetradenauflösung	Normal	Sehr selten kommt ein E.S. vor	Sehr gering (za. $^2/_{10000}$).
2V34	Mukačevo, Slowakei	Normal	Normal	Die Zellen der Tetrade degenerieren vor der Tetradenauflösung, öfters ist die ganze Tetrade von Exine umgeben	Normal	Die Sporen degenerieren	za. 1 %.
2V35	Lawochne, Polen	Normal	Normal	Normal	Normal	Eine grosse Anzahl E.S. pro Ovulum	Fast ganz steril
2V36	Halmei, Rumänien	Normal	Normal	Der grösste Teil der Pollenkörner ist letal			Weniger als 1 %.
2V37	Halmei, Rumänien	Normal	Normal	Viele letale			Gut.
2V38	Halmei, Rumänien		Ungewöhnlich kleine Diakinesechromosomen, die Meiosis verläuft normal, manchmal ist die Wandbildung sukzedan	Die Tapetenzellen schwellen an, reichlich Plasmolyse kommt in jungen Pollenkörnern vor, Exine wird nur sehr selten angelegt	Normal	Makrosporen werden massenhaft gebildet, keimen aber nicht	Sehr gering (za. $^2/_{10000}$).
2V39	Halmei, Rumänien	Normal	Normal	Viele letale Körner			

Tabelle XI.

Beobachtungen über Sporen-, Gametophyten- und Samenbildung bei **Galium 4-verum.**

Typus	Einsammlungsort	Die Beschaffenheit des Mikrosporangiums	Die Meiosis in P.M.Z	Die Beschaffenheit des Pollens	Die Beschaffenheit des Makrosporangiums.	Die Meiosis in E.M.Z. und das Vorkommen von E. S.	Fruchtbildung
4Vr1	Bergianum kult.	Normal	Normal	Normal	Normal	Eine oder mehrere E. S. pro Ovulum	Reichlich, starke Parthenokarpie liegt aber vor.
4V2	Lidingö, Schweden	Normal	Normal	Viele letale	Normal	Eine E. S. pro Ovulum	za. 5 %.
4V4 Fig. 36b—d	Trosa, Schweden	Normal	Wenige Univalente, nachhinkende Chromosomen in I u. II, Aufteilung der Restitutionskerne in II	Starke Letalität; die vitalen, reduzierten Körner mit 5 bis 6 Rippen, nicht wenige unreduzierte Riesenpollerkörner mit (7)—8—(9) Rippen		Einzelne Ovula mit einem oder mehreren E. S.	Weniger als 1/1000.
4VI1				Einige letale.			za. 1 %.
4Vr12	Hassle, Schweden						za. 3 %.
4Vsj1	Trosa, Schweden	Normal	Einzelne P.M.Z. mit einzelnen nachhinkenden Chromosomen, selten Restitutionskerne in I	Starke Letalität, normale, reduzierte Körner mit 7—8 Rippen, unreduzierte Riesenkörner mit etwa 10 Rippen sind nicht ungewöhnlich	Normal	Selten auch »rückwärtsgewachsene» E. S.	Weniger als 1/1000.
4Vsj2	Trosa, Schweden	Normal	Normal	Wenige letale			Weniger als 1/1000.

4Vsj3	Trosa, Schweden	Kerne oder geringe Wandbildung, mehrkernige E.M.Z.	Durch »Syndiploidie» entstehen hochpolyploide Kerne, deren Teilungen abnorm werden können, die Teilungen der tetraploiden Kerne sind normal	Sehr verschieden in der Grösse, Rippen 5—12, mehrere letale Körner			Weniger als 1/1000.
4Vsj4 Fig. 36 g	Trosa, Schweden	Normal	Normal	Scheinbar normal, die Körner sind mit Vakuolen gefüllt und öfters in hohem Grade plasmolysiert		Eine E. S. pro Ovulum	Ganz steril.
4Vsj5	Trosa, Schweden	Normal	Normal	Die meisten sind letal	Degeneriert bald		Ganz steril.
4Vsj6	Trosa, Schweden	Normal	Normal	Die Körner sind scheinbar ganz normal, verbleiben aber im 1-Kern-Stadium			Weniger als 1/1000.
4Vsj7 Fig. 36 e	Trosa, Schweden	Normal	Einzelne P.M.Z. mit einzelnen nachhinkenden Chromosomen in I, eingeschnürte Restitutionskerne und sukzedane Wandbildung kommt selten vor	Die meisten Körner sind letal, von den scheinbar vitalen Körnern haben die unreduzierten 8, die reduzierten 6 Rippen		Ein E.S. pro Ovulum	Weniger als 1/1000.
4V20	Ragunda	Normal	Wenige Univalente, selten Restitutionskerne in I	Starke Letalität, reduzierte und unreduzierte Körner, Exinerippenanzahl = 6—10	Normal	Ein E.S. pro Ovulum	Ganz steril.

zelte Tetravalente auf. In den meisten mehrkernigen Pollenmutterzellen liegen während der Diakinese die Kerne dicht aneinander gedrückt, oft so dicht, dass sie wie gegeneinander abgeplattet aussehen. In keinem Falle ist in diesem Stadium eine Kernverschmelzung beobachtet worden, auch keine Zytomixis oder Bilder, die als »Folgestadium» einer früheren Zytomixis betrachtet werden können. Wenn Gemini und Tetravalente sich zur Metaphase I ordnen, werden in den mehrkernigen Pollenmutterzellen oft die den gegeneinander gedrückten Kernen angehörigen Elemente zu einer einzigen grossen Metaphaseplatte zusammengeführt. Dieses Zusammenführen geht in der Weise vor sich, dass, wenn die Chromosomen in den betreffenden Kernen durch bei diesem Vorgang wirkende Kräfte in die betreffenden Metaphaseebenen eingeordnet werden, ein Teil der Chromosomen des einen Kerns auch von den Kräften in dem anderen beeinflusst wird, weshalb solche Chromosomen sich nun von dem Metaphaseäquator des einen Kerns bis zu dem des anderen erstrecken und demnach die Metaphasen zu einem einzigen Kern verbinden (Fig. 37 d). Durch diesen Prozess entstehen hochpolyploide Chromatinmassen. So zeigt Fig. 37 f, ausser reduzierten diploiden Platten, zwei tetraploide Platten, eine Platte, die wahrscheinlich hexaploid ist, und zwei, die wenigstens dekaploid sind. Von noch höherem Polyploiditätsgrad ist die in Fig. 37 g abgebildete Platte. Die mehr oder weniger hochpolyploiden Platten sind in der Regel nicht mehr oder weniger kreisförmig, sondern ausserordentlich langgestreckt. Sie können auch oft an verschiedenen Stellen eingeschnürt, in mehr oder minder scharfen Winkeln gebogen sein und so in mehreren Ebenen verlaufen. So zeigt Fig. 37 e einen Fall mit tetrapolarer Spindel, die infolge dieses Phänomens zur Ausbildung gekommen ist. Die verschmolzenen Kerne können so in gewisser Weise ihre Individualität beibehalten, was dann wohl direkt von der Winkelbeugung abhängig ist. Eine äusserst multipolare Spindel zeigt Fig. 37 h, wo die Metaphaseplatte mehrmals um eine in dem Plasma befindliche Vakuole herumgebogen ist.

Die Metaphasen mit normaler Chromosomenzahl führen zu Teilungen, die völlig normal sind. Hier verläuft die Entwicklung auch in späteren Phasen ganz normal. Die hochpolyploiden Platten dagegen resultieren nicht immer in zwei Tochterkernen. Sie können, infolge der Multipolarität der Spindel, in einer Mehrzahl Kerne resultieren, wodurch also die hohe Chromosomenzahl beträchtlich reduziert werden kann. Die gebogenen hochpolyploiden Platten können auch, und dann wohl infolge einer Störung des Teilungsmechanismus, vielleicht einer Geschwindigkeitsstörung, in der Bildung eines Restitutionskerns resultieren. Hierdurch wird der Polyploiditätsgrad wieder erhöht. So zeigt Fig. 37 i ein Fach, dessen Zellen sich in Metaphase II befinden, wo die Form und die Anzahl der Kerne für Restitutionskernbildung während der vorhergehenden Teilung sprechen. Wegen des Wandmangels ist es nicht leicht zu sagen, welche Kerne »zusammengehören». Ausser diploiden (reduziert, da ja der studierte Typ tetraploid ist) finden sich tetraploide und octoploide Platten und vielleicht eine, die die Ploiditätszahl za. 20 aufweist. Diese letztere ist offenbar durch Restitutionskernbildung während Teilung I in einem dekaploiden Kern entstanden. Die tripolare Spindel in dem Fache (links) deutet auch auf Restitutionskernbildung in

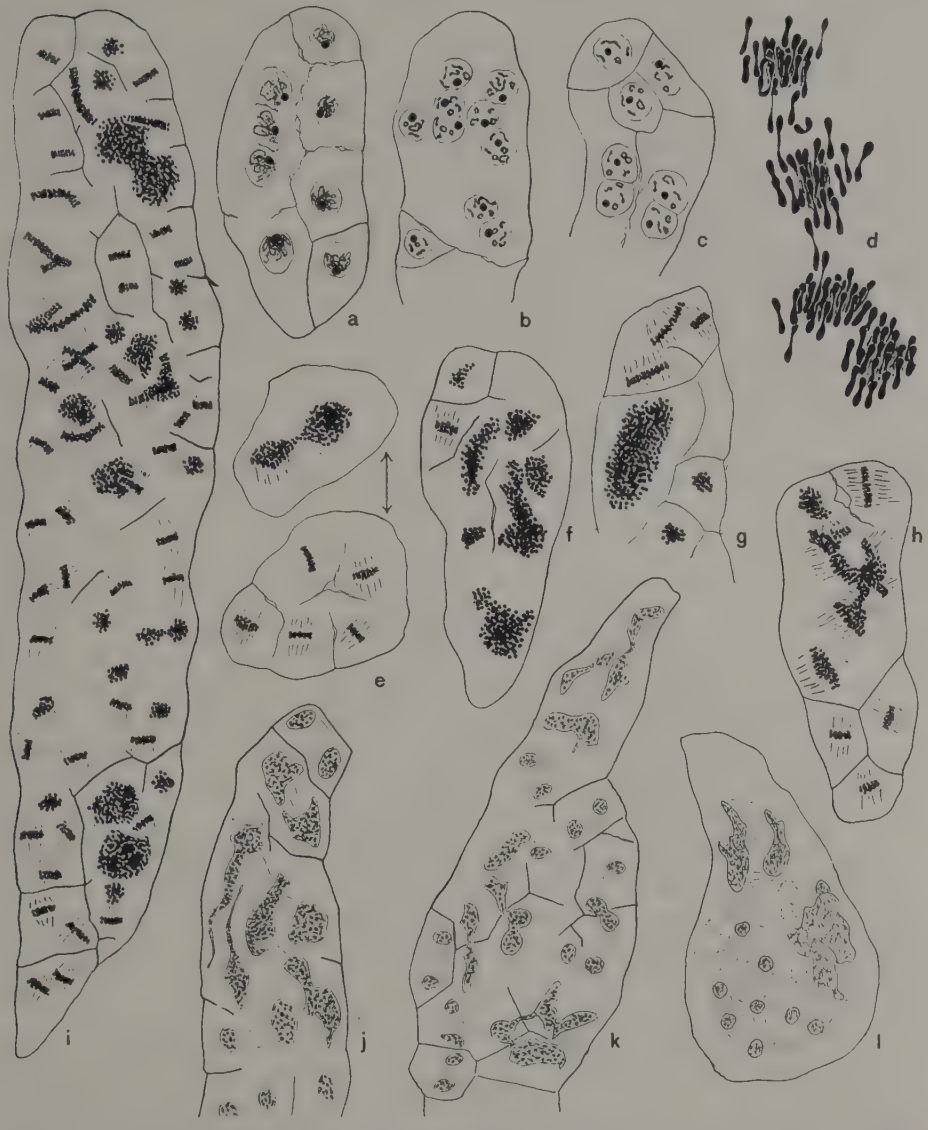


Fig. 37. Die Meiosis bei dem anormalen *Galium 4-verum*-Typ *4Vsj3*. a die P. M. Z.-Wände sind mangelhaft, nicht vorhanden oder in Auflösung begriffen, b—c mehrkernige P. M. Z. in Diakinese, d die Kerne der mehrkernigen P. M. Z. werden ineinander »verwebt» wenn die Chromosomen sich in den Äquator der ersten Teilung einreihen sollen, e—h Metaphase I, i Metaphase II, j—k Interkinese, l Telophase II (?).

einem tetraploiden Kern. Während der Interkinese und im Tetradenstadium treten Bilder auf, die an die sog. Zytomixis erinnern. Sie sind indessen nicht immer dieser Herkunft, im ersteren Falle handelt es sich um Kerne von bizarrer Gestalt, die durch die Verschmelzungsvorgänge entstanden ist, im letzteren Falle, wo die Ähnlichkeit mit der Zytomixis frappant ist, handelt es sich um dieselben

Kerne nach einer weiteren Teilung. Ob Zytomixis auch in diesem Stadium vorkommt, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Die hierbei stattfindende Bildung von Wänden führt dazu, dass die unregelmässig verlaufenden Kerne von Zelle zu Zelle und bisweilen durch mehrere »laufen». Oft werden die Kerne von den Wänden zerschnitten. Die Wandbildung bleibt oft dort, wo der Kern liegt, aus, weshalb dieser letztere sich durch eine Öffnung in der Wand von der einen Zelle zur anderen erstreckt.

Als Resultat der Meiosis könnte bei diesem Typ theoretisch ausser reduziertem diploidem Pollen auch Pollen sehr hohen geradzahligen Polyploiditätsgrades und aller zwischenliegenden geradzahligen Polyploiditätsgrade erhalten werden (wegen der Aufspaltung durch die multipolaren Teilungen sollten auch wenigstens approximativ ungeradzahlige Polyploiditätsgrade vorkommen können). Dies ist jedoch nicht der Fall, teils weil die hochpolyploiden Kerne vor der »Tetraden»-auflösung degenerieren, teils wegen der kernzerschneidenden Wirkung der Wände. Ausser diploidem Pollen kommt, der Exinerippenzahl nach zu urteilen, tetra-, hexa- und octoploider Pollen vor. Wie aus Tabelle XI. hervorgeht, degeneriert ein Teil des Pollens.

E. Störungen bei einigen anderen Galieen-Arten.

Von *Galium 2-flavicans (2F)* sind nur zwei Individuen bezüglich der meiotischen Erscheinungen genauer studiert worden, nämlich die Typen *2F1* und *2F2*. Sie verhalten sich beide in der Regel normal, bei *2F1* kommen nicht selten in gewissen Fächern Abweichungen vor. Bei den beiden Typen hat der Pollen 5, 6 oder 7 Exinerippen.

Fig. 36 h zeigt das Vorkommen mehrkerniger Pollenmutterzellen, einige Kerne sind mehr oder weniger hochpolyploid, sie sind durch Syndiploidie entstanden. Möglicherweise entsteht die Syndiploidie hier früher als bei *4Vsj3*, im Diakinesestadium oder früher. Diakinese mit 44 Chromosomen ist nähmlich einmal angetroffen worden. Einen Fall von »Pseudodiakinese» in einer Tetrade habe ich beobachtet.

Bei dem *Galium silvaticum*-Typ *2S4* ist der Pollen zum grössten Teil gleichförmig ausgebildet und vital. Die Zahl der Exinerippen beträgt 6—(7). Eingestreut finden sich vereinzelte grössere vitale Riesenpollen; sie haben 9 Exinerippen. Dieser Typ ist fast total weiblich-steril, was darauf beruht, dass in einem frühen Entwicklungsstadium das ganze Ovulum in seiner Entwicklung stehenbleibt und danach degeneriert. Selten erreicht das Ovulum ein so vorgeschrittenes Stadium, dass Embryosackmutterzellen in Synapsis, Diakinese, Dyade oder Tetrade beobachtet werden können. In vereinzelten Fällen erreicht jedoch das Ovulum seine volle Entwicklung, es sind dann offenbar die Meiosis und die Embryosackbildung normal verlaufen. Es kann dann Befruchtung und Weiterentwicklung erfolgen.

Galium Schultesii, das hexaploid ist, weist einige abnorme Typen auf. Bei dem im Hortus Bergianus gezüchteten Typ liegen infolge von unregelmäs-

siger Meiosis oft sehr verschieden grosse Pollenkörner vor. Sowohl Zwergpollen als auch Riesenpollen kommen vor.

Der *Schultesii*-Typ *Sc9* zeichnet sich dadurch aus, dass die Tapetenzellen abnorm anschwellen. Bei diesem Typ sterben die Pollenmutterzellen früher oder später ab. Einige Fächer entwickeln jedoch reifen Pollen von bezüglich der Gestalt wie der Grösse abnormem Aussehen. Der Verlauf der Meiosis ist unbekannt.

Ausser den oben mehr oder weniger eingehend geschilderten Galieen-Biotypen mit dieser oder jener Abnormität bei der Bildung der Sporen sind im Laufe der Untersuchung mehrerer anderer Arten Typen angetroffen worden, bei denen das Pollenaussehen erkennen lässt, dass abnorme Bildungsvorgänge vorgelegen haben. Es handelt sich um Vertreter folgender Arten: *Galium aureum, Galium Vaillantii, Galium 6-aparine, Asperula arcadiensis, Asperula 2-glauca* und *Asperula 4-glauca*.

F. Etwas über die Bedingungen für die Pollenletalität bei den Galieen.

Artbastardierung bringt oft Störungen während der Sporenbildung mit sich, was zu mehr oder minder ausgeprägter Pollenletalität führt. Auch bei reinen Arten kann die Sporogenese defekt sein und zu Sterilität führen. Bei reinen Arten sind auch einige Fälle nachgewiesen worden, wo die Meiosis ganz normal verlaufen, demungeachtet aber der Pollen mehr oder minder stark letal gewesen ist. In mehreren dieser Fälle hat die Erscheinung auf chromosomgebundene Gene zurückgeführt werden können, die Letalität des Pollens kann demnach eine mendelnde Eigenschaft sein (z. B. MÜNTZING 1929). In den meisten dieser Fälle hat man gemeint, dass die eigene genetische Konstitution des Pollenkorns entscheidend gewesen sei, in einigen dagegen, dass die Bedingungen in der genetischen Konstitution des Sporophyten zu suchen gewesen seien.

Bei den reinen *Galieae*-Arten sind nun im vorhergehenden eine ganze Reihe Unregelmässigkeiten während der Prämeiosis, der Meiosis und später festgestellt worden, die eine oft starke Pollenletalität mit sich gebracht haben. Auch hier können Typen mit anormalem Pollen in Zusammenhang mit meiotischen Störungen und Typen, bei denen ein solcher Zusammenhang fehlt, unterschieden werden. Wie die Unregelmässigkeiten hier bedingt sind, lässt sich gegenwärtig nicht mit Sicherheit beurteilen. Einige Bemerkungen mögen hier jedoch Platz finden, erst werden die Type ohne meiotische Störungen behandelt. Mehrere der allerdings in geringem Umfang vorgenommenen genetischen Studien zeigen deutlich, dass die Störungen erblich bedingt sind, einige derselben machen es wahrscheinlicher, dass die Ursache nicht immer in der chromosomalen Konstitution, sondern in der plasmatischen zu suchen ist. Hierfür spricht vor allem der Umstand, dass bei F_1 und F_2 des Typs *4Ma* die Störungen der Mutterpflanze stets vorhanden sind. Wären die Abnormitäten hier durch an die Chromosomen gebundene Gene bedingt, so müssen sämtliche gebildete Gameten bei *4Ma* diese Gene enthalten. Die Entstehung eines solchen Typs sich zu denken, stösst auf grosse Schwierigkeiten; es müsste dann ja der Vater desselben ebenfalls die fraglichen Gene besessen haben, ein solcher Typus kann jedoch nicht als Pollen-

lieferant auftreten, da er ja vitalen Pollens entbehrt, was eben durch F_1 und F_2 bewiesen wird. Es ist also nicht denkbar, dass die sämtlichen Gameten der F_1-Pflanzen die fraglichen Faktoren enthielten. Eine andere denkbare Erklärung wäre die, dass diploide Parthenogenese vorliegt, doch hat die zytologisch-embryologische Untersuchung nichts ergeben, was eine solche Annahme zu stützen vermöchte. Als weitere Erklärung liesse sich eine Embryosackcertation denken in der Weise, dass nur Embryosäcke einer gewissen genotypischen Konstitution zuerst in die Mikropyle hineingelangten, oder man könnte auch annehmen, dass nur solche Makrogametophyten vital sind. Ähnlicher Art sind ja die Verhältnisse bei mehreren *Oenothera*-Arten, die jedoch einen Spezialfall darstellen. Ganz ausschliessen lässt sich diese Möglichkeit bei *4Ma* nicht, doch liegt nichts vor, was direkt dafür spricht, dass die Sache sich so verhält. Das wahrscheinlichste ist also, dass die Pollenletalität bei *4Ma* und dessen Nachkommenschaft plasmatisch bedingt ist. Die Einwirkung des Plasmas auf den Fertilitätsgrad im Sinne einer Herabsetzung ist mehrmals nachgewiesen oder wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht worden. EAST (1932) zeigte, dass gewisse Inkompatibilitätsfaktoren bei *Nicotiana Sanderae* in Pollenletalität resultierten, wenn die Chromosomen, worin sie ruhten, im Plasma von *Nicotiana Langsdorfii* vorlagen, obwohl der Pollen normal war, wenn sie im Plasma von *Sanderae* vorlagen. RHOADES (1931, 1933) ist der Ansicht, dass die meistens totale Pollensterilität bei einem gewissen Typ von *Zea Mays* und seiner Nachkommenschaft durch das Eizellplasma des Mutterindividuums hervorgerufen wird. RHOADES kreuzte die aberrante Pflanze mit einer normalen und zeigte, dass die Konstitution der männlichen Pflanze keine Rolle spielte. Bei Kreuzung der also gleichfalls aberranten Nachkommenschaft mit der normalen Pflanze wurde jedoch in einigen Fällen ausser mehr oder minder pollensterilen Pflanzen eine Nachkommenschaft erhalten, die wenigstens teilweise aus normalen Individuen bestand, ja, in einem Falle war die Spaltung sogar 1 : 1. Diese »normalen» Typen wurden mit normalen Pflanzen gekreuzt, gaben aber nur sterile Nachkommenschaft. Die Entstehung dieser »normalen» Pflanzen zu erklären, ist nicht möglich. Versuche, die Pollenletalitätseigenschaft auf normale Pflanzen künstlich zu übertragen, misslangen, woraus RHOADES den Schluss zog, dass eine »virus-disease» nicht vorliegt.

Komplizierter als die Vererbung der totalen Pollenletalität bei *4Ma* scheint die Vererbung der sehr wechselnden Pollenletalität bei denjenigen der *2M*-Typen zu sein, die nicht meiotische Störungen aufweisen. Zu eben dieser Klasse kann *4Mb* und dessen Nachkommenschaft gerechnet werden. Hier finden sich zwar oft meiotische Störungen, doch ist es klar, dass diese allein die Pollenletalität nicht verursachen können, da diese stärker ist, als den meiotischen Störungen nach zu erwarten wäre, und da sie bei Typen in der Nachkommenschaft vorliegt, die normale Meiosis aufweisen. In sämtlichen Fällen, wo Kreuzungen mit anormalen *2M*-Pflanzen (welche stets als Mutterpflanzen verwendet wurden) ausgeführt worden sind, hat die Nachkommenschaft zu überwiegendem Teil aus anormalen Typen bestanden. Die verwendeten Vaterpflanzen sind untereinander gekreuzt worden. Diese Kreuzungen haben in keinem Falle zu anders als normalen Nachkommenschaften geführt, die jedoch durchgehends aus nur wenigen

Individuen bestehen, weshalb ihre Bedeutung nicht überschätzt werden darf. Es scheint jedoch, als wenn die Konstitution der Mutterpflanzen von grösster Bedeutung für die Eigenschaften der Nachkommenschaft hier wäre. Bei sämtlichen aberranten Typen ist die Verschiedenheit des Letalitätsgrades bei verschiedenen Blüten, Staubgefässen, Fächern oder Fachregionen distinkt. Von grossem Interesse ist das absolut verschiedene Resultat, das bei verschiedenen Zweigen des Individuums *2Mk4* erhalten wurde, wenn es mit dem normalen *2M8* gekreuzt wurde. Wären die Aberrationen durch chromosomgebundene Gene oder durch die plasmatische Konstitution bedingt, so müssten im ersteren Falle die genannten Gene, im letzteren Falle die plasmatische Konstitution verschieden an verschiedenen Zweigen sein. Die Pflanzen würden also ein Art Chimären sein. Die Verhältnisse erinnern nicht wenig an die verschiedene Verteilung und verschiedene Grösse von Farbenflecken an gewissen Blüten (DEMEREC 1931, MALINOWSKI 1935 u. a.) und an ähnliche Erscheinungen bei Pflanzen mit Variegation. Bei *Delphinium ajacis* erklärt DEMEREC die verschiedene Verteilung und verschiedene Grösse der Flecken in der Blütenkrone durch die Hypothese »mutabler Gene» (siehe vor allem die Arbeiten von DEMEREC). Jeder kleine Purpurfleck ist das Resultat einer Mutation, die Mutation ruft ein Pigment hervor, dieses kann nach den umliegenden Zellen diffundieren, weshalb der purpurfarbige Fleck von einem weniger stark gefärbten Ring umgeben wird. Ist die Mutation frühzeitig erfolgt, so werden mehr Zellen infolge der Teilung der primären Zelle Pigment enthalten; ist die Mutation später erfolgt, so werden nur eine oder wenige Zellen dasselbe enthalten. Die Fleckengrösse ist demnach ein Mass dafür, wann die Mutation stattgefunden hat. Die Ursache der verschiedenen Grösse und Ausbreitung aberranter Regionen braucht jedoch meines Erachtens nicht durch einen Zeitfaktor in der Weise, dass eine »mutierte» Zelle in mehrere geteilt wird, bedingt zu sein. Man kann möglicherweise auch mit Diffusion rechnen oder damit, dass eine Veränderung Veränderungen in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft induziert, also eine Art Autokatalyse. MALINOWSKI ist betreffs *Petunia* nicht geneigt, DEMERECs Hypothese zu akzeptieren, da die Grösse und Frequenz der Flecke hier in Korrelation zur Grösse der Blüte steht und die verschiedenfarbigen Zellen auch verschiedene Wandstruktur besitzen.

Eine Betrachtungsweise wie die DEMERECs könnte die Sporen- und Gametophytenletalität und deren Vererbung bei den betreffenden *2M*- und *4M*-Typen erklären. Es ist jedoch nicht notwendig, mit mutablen Genen zu rechnen, man kann ebensogut denken an ein Hormon, ein infektiöses Virus oder wie man nun das nennen will, was die Abnormitäten hervorruft. Dieses wäre dann äusserst empfindlich, leicht veränderlich, also, wenn man so will, »leicht automutabel». Viröse »Infektionen» können die Eigenschaften einer Pflanze völlig ändern. Dies zeigen die Verhältnisse bei BLAKESLEEs (1921) *Quercina*-Pflanzen von *Datura stramonium*. Unter anderen Eigenschaften haben die *Quercina*-Pflanzen auch die, dass sie normalerweise keinen Pollen haben. Sie entstanden dann und wann in den Kulturen in einer Weise, die sehr an vegetative Mutation erinnerte. Die Verwandlung geschah oft am Ende der Saison. Durch Pfropfen von *Quercina*-Trieben auf normale Stämme erhielten die neuen Triebe des Stammes *Quercina*-

Eigenschaften. Hierdurch war bewiesen, dass die *Quercina*-Eigenschaften durch ein »infectious disease» hervorgerufen wurden.

Oben wurde nachgewiesen, dass Samen von verschiedenen Sektionen von *2Mk4* Nachkommenschaften mit verschiedenen Eigenschaften bezüglich des Inhalts der Staubbeutel lieferten. Bei *Zea* ist auch gezeigt worden, dass Samen von verschiedenen Partien des Kolbens verschiedene Nachkommenschaften geben können, wenn es sich um variegierte Pflanzen handelt (ANDERSSON 1923, DEMEREC 1927). Das war dagegen nicht der Fall bei den aberranten oder »normalen» Pflanzen in RHOADES' Versuchen. Die Samen, die normale Pflanzen lieferten, lagen hier und da in der Ähre verstreut. Auch hier kann man sich ja indessen eine »Mosaik» im Kolben denken, die »veränderten» Körner liegen einzeln hier und da, weil die Veränderungen in einem späten Stadium geschehen ist, wenn man sich einen Verlauf entsprechend den Vorstellungen DEMERECs denkt.

Ein anderer Typus von Pollenletalität als die jetzt behandelte wird durch Störungen während der Meiosis hervorgerufen. Dass bei einer ganzen Reihe reiner Arten die Asyndese genetisch bedingt ist, wissen wir jetzt; dies gilt für *Zea Mays* (BEADLE 1930, 1932 b), *Hordeum vulgare* (EKSTRAND 1932) und *Datura* (BLAKESLEE 1921, BERGER, CARTLEDGE u. BLAKESLEE 1934). Bei anderen Arten, *Plantago major* (EKSTRAND 1918), *Leontodon hispidus* (BERGMAN 1935 c), *Rumex acetosa* (YAMAMOTO 1934), *Hevea* (RAMAER 1935), *Drosophila* (GOWEN 1928), *Crepis* (RICHARDSON 1935 b), kann dies vielleicht auch der Fall sein. In sämtlichen genau analysierten Fällen hat es sich gezeigt, dass die Asyndese durch einen einzigen mendelnden Faktor bedingt ist. Die Eigenschaft ist rezessiv. Sogar bei den Pflanzen, die trisomisch (BERGER, CARTLEDGE u. BLAKESLEE 1934) inbezug auf diesen Faktor tragende Chromosomen waren, ist die Asyndeseeigenschaft verborgen, auch wenn der Asyndesefaktor in Duplexzustand vorhanden ist. Für Zwergtypen von Hafer und Weizen (sie unterscheiden sich von normalen *Avena sativa* und *Triticum vulgare* durch Verlust eines Chromosomenpaares aus dem »C»-Komplement) ist Asyndese charakteristisch (HUSKINS u. HEARNE 1933 u. A.). Nach HUSKINS beruht dies darauf, dass ein Gen, das in diesen ausgefallenen c-Chromosomenpaaren ruht, verlorengegangen ist. Wie die Asyndese, die bei *Galium* vorkommt, sich vererbt, ist vorläufig unmöglich zu sagen. Bei *4M* muss ja die Vererbung sich recht kompliziert gestalten. Die Asyndese bei *2M3*, *2M4* und *2M5* und die bei *4Mb* und dessen Nachkommenschaft sind jedoch offenbar ganz verschiedene Dinge. Bei den ersteren kommt die Asyndese wenigstens ungefähr gleichstark in sämtlichen Pollenmutterzellen bei demselben Individuum vor, sie ist nicht von Synchronismus- oder anderen zeitlichen Störungen begleitet. Dafür, dass sie genetisch bedingt ist, spricht der Umstand, dass von den wenigen Pflanzen, die aus Samen vom Botanischen Garten in Oslo her aufgezogen wurden, drei asyndetisch waren. Bei *4Mb* dagegen ist der Synchronismus beträchtlich gestört, verschiedene Zellen sind in ihrer Entwicklung erheblich verspätet. Eben diese Zellen weisen eine mehr oder minder kräftige Asyndese auf. In den nicht verspäteten Zellen kann die Syndese normal sein. Die Verhältnisse wechseln demnach hier beträchtlich,

sowohl die lokale Verbreitung asyndetischer Pollenmutterzellen als auch der Grad der Asyndese sind variabel von Blüte zu Blüte, von Fach zu Fach usw. Derartige lokale Verschiedenheiten, aber durchaus nicht in solchem Umfang, haben sich bei einigen asyndetischen Biotypen als ziemlich gewöhnlich erwiesen.

Um die Verschiedenheiten bei *2M3—5* und *4Mb* zu erklären, kann man zu der Hypothese greifen, dass die Asyndese im ersteren Falle direkt genetisch, im letzteren Falle indirekt bedingt ist. Die Gene haben im letzteren Falle auf den Zellinhalt eingewirkt, wodurch ein Milieu geschaffen wird, durch welches die Pollenmutterzellen in ihrer Entwicklung verzögert und mehr oder weniger asyndetisch werden. In Zusammenhang hiermit sei daran erinnert, dass bei *4Mb* und dessen Nachkommen die Pollenletalität oft unabhängig von den meiotischen Störungen zustande gekommen ist. Diese Letalität ist durch irgendeinen Faktor hervorgerufen, seien es nun chromosomgebundene Gene, Plasmakonstitution, Virus, oder etwas anderes. Stark beeinflusste Zellen oder vielleicht früh beeinflusste Zellen können keine normale Meiosis durchführen, schwächere oder spätere Beeinflussung führt vielleicht zu Pollenletalität. Bei diesen Biotypen kommen oft (siehe S. 298—309) eigentümliche Telophasenkerne vor, die von mir als »Pseudodiakinesen» bezeichneten. Diese können als ein Ausdruck der Trägheit betrachtet werden, mit der die meiotischen Vorgänge hier erfolgen. Die Chromosomen haben, seitdem die Kernmembran gebildet worden, keine Veränderungen erfahren, sondern sich völlig intakt erhalten. Sind die Unregelmässigkeiten bei *2Mk*, *4Mb* und deren Nachkommen durch chromosomgebundene Gene bedingt, so muss es die genetische Konstitution des Sporophyten sein, die dieselben hervorruft, nicht aber kann die Konstitution der Sporen selbst entscheidend sein.

Obgleich Bestimmtes nicht gesagt werden kann, glaube ich doch, dass die Abnormitäten bei *2M3—5* durch an die Chromosomen gebundene Genen bedingt sind und bei *2Mk*, *4Ma* und *4Mb* und ihren Nachkommen auf den Konstitution des Plasmas (»virus-disease»?) zurückzuführen sind. Mit dieser Ansicht lässt sich nun freilich kaum das Resultat der Inzucht von *2M33* vereinen, der ja normal war. Der Nachkomme war ganz abnorm in der einen oder anderen Weise. Dies liesse sich in Übereinstimmung mit anderen Fällen von sog. Inzuchtdegeneration durch die Annahme einer Masse Gene erklären, die jedes für sich (oder gruppenweise vereinigt?) in homozygotem Zustand die eine oder andere Abnormität hervorrufen. Wollte man diese Erklärungsweise auch bei Kreuzbestäubung anwenden, so müsste man damit rechnen, dass sämtliche Individuen von *Galium Mollugo* solche Faktoren trugen, eine Betrachtungsweise, die vielleicht nicht ganz unberechtigt ist, wenn man die Verhältnisse bei *Galium verum* berücksichtigt. Ferner sind es vielleicht, wie bei *Nicotiana* (EAST) gewisse Genkombinationen in einem gewissen Plasma, die die Pollenletalität und die übrigen Aberrationen hervorrufen.

Was auch die vielen verschiedenen Abnormitäten, die zur Sporenletalität bei den Galieen führen, bedingen mag, so muss jedenfalls das System sehr empfindlich gegen äussere Einwirkung sein. Hiervon zeugt das ganz verschiedene Aussehen des Pollenfachinhalts bei *4Mb8* während des Sommers 1935, wo er zum erstenmal blühte, und im Sommer 1936. Dieser Umstand bewirkt, dass die

Systeme so gut wie unanalysierbar werden, nichts bürgt dafür, dass die analysierten Pflanzen in einem anderen Jahre oder an einem anderen Standort sich ganz anders gestalten, als wie es oben beschrieben worden ist. Der einzige Weg zu erfolgreicher Analyse ist vermutlich der, mit aberranten Typen zu arbeiten, die durch Kreuzung von normalen entstanden sind. Ich besitze nun einige wenige dieser Art.

Bei *Galium verum* sind die Verhältnisse noch schwerer analysierbar, da ja diese Art selten reichlicher Früchte bildet.

Bei den »aberranten» *Galium Mollugo*-Typen ist auch die Meiosis für einen Typ mit bedeutend mehr Tetravalenten als normal beschrieben worden, also für einen Fall höheren Syndesegrades oder eher höherer Chiasmafrequenz. Wahrscheinlich ist es wohl, dass dieser genetisch bedingt ist. Da das Individuum sich nicht unter meinen Kulturen befindet, können Experimente nicht angestellt werden (siehe S. 296). Typen einer Art mit gesteigerter Syndese sind, soviel ich weiss, nicht so gewöhnlich wie das Gegenteil. Wenn die Chiasmafrequenz gesteigert ist, so bewirkt dies bei tetraploidem Typus, dass mehrere Homologe zu Tetravalenten vereinigt worden sind. Bei einem Diploid dürfte eine solche Erhöhung in der Regel nicht zu beobachten sein. Andere beschriebene Fälle mit mehr Multivalenten als normal beruhen wohl in der Regel auf »segmental interchange». Hierher gehören vermutlich einige *Hevea*-Typen, die RAMAER (1935) beschrieben hat. LEVAN (1935) beschrieb einen sog. allopolyploiden Typus von *Allium Schoenophrasum*, der weniger Tetravalente als normal, aber keine Asyndese hatte. Hier handelt es sich vielleicht um eine genetisch bedingte Herabsetzung der Chiasmafrequenz.

Kernverschmelzungen während der Prämeiosis, an die bei *Galium 4Vsj3* beobachteten erinnernd, sind auch bei anderen Pflanzen festgestellt worden. BEADLE und BLAKESLEE (DARLINGTON 1932) zeigten, dass dies bei *Zea* bzw. *Datura* durch einen einzigen rezessiven Faktor bedingt war. Auf genetisch bedingte Kernverschmelzung während dieses Stadiums deuten auch die Verhältnisse, die FUKUSHIMA (1930) bei *Brassica* beobachtet hat. Vermutlich ist wohl auch mein Fall bei *Galium 4-verum* genetisch bedingt, obgleich es natürlich nicht mit Sicherheit gesagt werden kann. Weniger wahrscheinlich ist dies dagegen betreffs *Galium flavicans*, wo die Verhältnisse mehr den Eindruck zufälliger Abnormitäten machen. Verschmälzungen, wie sie hier in Frage stehen, können auch durch äussere Einwirkung erhalten werden (z. B. bei *Syringa*, BORGENSTAM 1922).

Andere aberrante Erscheinungen, die in diesem Kapitel bei verschiedenen Galieen geschildert worden sind, z. B. Tapetumentwicklung, Hemmungen in der Ovulum- oder Integumententwicklung, sind so wenig bekannt, dass es sich kaum lohnt, näher auf sie einzugehen.

Weitere Diskussionen, zu denen die Schilderungen in diesem Kapitel Anlass geben können (teilungsmechanische Erscheinungen), finden sich in Kapitel VIII.

KAPITEL V.

Die Einwirkung der Herbstkälte auf die Reduktionsteilung bei einem normalen Typ von *Galium 4-Mollugo*.

Um zu untersuchen, inwieweit das äussere Milieu auf die meiotischen Vorgänge bei den Galieen einwirkt, wurden Knospen von einem Individuum eines normalen *Galium 4-Mollugo* nach einigen Frostnächten fixiert (Fig. 38—39). Es ist zu beachten, dass das studierte Material von einer einzigen Fixierung herstammt. Infolgedessen ist es möglich und vielleicht sehr wahrscheinlich, dass die Kerne, die in verschiedenen Entwicklungsphasen vorliegen, während ihrer Prophasestadien ungleichstarker Kälteeinwirkung ausgesetzt gewesen sind. Die Wandbildung während der prämeiotischen Phasen erfährt offenbar eine Störung, da nicht selten Pollenmutterzellen angetroffen worden sind, die durch eine breite Zytoplasmabrücke miteinander in Verbindung stehen. In dieser Brücke liegen oft in späteren Stadien die Abkömmlinge der Pollenmutterzellkerne.

In früher Diakinese ist es möglich, eine gewisse Vorstellung von den Chromatidenpaarungs- und den Chiasmaverhältnissen zu erhalten. Fig. 38 a zeigt ein mehr ungewöhnliches Verhalten (nur ein Fragment des Kerns ist in der Zeichnung ausgeführt), wo die Chromatidenpaarung offenbar absolut gewesen ist, und wo jeder Geminus ein oder zwei Chiasmata aufweist. Fig. 38 b veranschaulicht das mehr gewöhnliche Verhalten: die Chromatidenpaarung ist absolut gewesen, Chiasmata sind ungewöhnlich, die meisten Paare werden nicht von Chiasmata zusammengehalten, sondern ihre Partner liegen parallel, aber ganz frei voneinander. Ob diese Verhältnisse auf starker Terminalisation, begleitet von Auflösung der meisten oder sämtlicher gebildeten Chiasmata, oder darauf beruhen, dass Chiasmata selten zur Ausbildung kommen, habe ich leider nicht entscheiden können, In später Diakinese tritt eine grosse Anzahl Univalente auf. Diese können oft ein ganz anderes Aussehen als das normale haben (Fig. 38 c—d). Sie sind relativ langgestreckt und haben eine ausgeprägte Längsfurche; die Spaltung längs dieser ist oft so kräftig, dass es aussieht, als ob die Partner im Begriffe stehen, sich voneinander zu trennen. Eine totale Trennung ist jedoch nie beobachtet worden. Oft liegen diese Univalenten zu zweien dicht aneinander, in einigen Fällen ist es ungewiss, ob es sich um Univalentenpaare oder um Gemini handelt. Sichere Gemini oder Tetravalente sind während der Diakinese nicht beobachtet worden.

Eine ausgesprochene Metaphaseplatte kommt nicht zur Ausbildung, was wohl auf der grossen Anzahl Univalenten beruht, weshalb die Teilung semiheterotyp wird. Die semiheterotype Spindel in Fig. 38 e zeigt im Zentrum (nur ein Fragment des Kerns ist in der Zeichnung ausgeführt) zwei oder drei typische Gemini, die offenbar nur durch je ein terminales Chiasma zusammengehalten werden. Die übrigen in der Spindel verstreuten geminiähnlichen Bildungen sind meiner Überzeugung nach nicht Gemini, sondern miteinander paarweise assoziierte Univalente. Dass hier die Geminianzahl grösser ist als während der Diakinese, kann

Fig. 38. Die Einwirkung der Herbstkälte auf die Meiosis bei einem normalen *Galium 4-Mollugo*-Typ. a reichliche Chiasmatabildung (ungewöhnlich), b Chiasmata sind nicht gebildet oder sie sind aufgelöst, c—d asyndetische Diakinese, e semiheterotype Teilung, f d:o in optischen Querschnitt, g—h Anaphase I, i Restitutions- und Schnabelkernbildung, leichte Synchronstörungen, j Restitutionskern, k—q Metaphase II, r—s Anaphase II.

auf dem verschiedenen Frostgrad beruhen, dem verschieden entwickelte Kerne während der Prophase ausgesetzt gewesen sind. Während des semiheterotypen Verlaufs wird der Konnex, der die beiden Partner eines Geminus zusammenhält, extrem gestreckt; das gleiche gilt von den Konnexen, die noch lange zwischen den Partnern der sich während der Anaphase I teilenden Univalenten bestehen bleiben. Auf einem optischen Querschnitt durch einen Kern in diesem Stadium erhält man daher die eigentümlichen Bilder, die durch Fig. 38 f illustriert werden. Während der Anaphase I sind Nachzügler gewöhnlich; sie sind Univalente und teilen sich oft. Das Ergebnis von Teilung I sind Tochterkerne mit verschiedener Chromosomenzahl. Diese können oft als Schnabelkerne, seltener als Zwergkerne

Fig. 39. Die Einwirkung der Herbstkälte auf die Meiosis bei einem normalen *Galium 4-Mollugo*-Typ. a Anaphase II, b—d Pollen hohen Polyploiditätsgrades wird gebildet, e Fach, worin Restitutionskerne während I, II oder I und II gebildet werden, f—g zwei vereinigte P.M.Z., h Pollen verschiedenen Polyploiditätsgrades und mit verschiedener Anzahl Exinerippen.

ausgebildet sein und oft ist das Ergebnis ein in der Mitte mehr oder weniger eingeschnürter Restitutionskern. Während der Anaphase II treten gleichfalls oft Nachzügler auf, was ja zu erwarten ist, da während der Metaphase II oft Hemiunivalente beobachtet werden (Fig. 38 k—q). Nachzügler finden sich in reduzierten wie in unreduzierten Kernen. Die unreduzierten Kerne können durch multipolare Teilung »reduziert» werden (Fig. 38 o—r, 39 a). Während der Teilung II können Restitutionskerne gebildet werden (Fig. 39 e). Der Pollen kann somit approximativ reduziert, unreduziert oder »dupliziert» sein. Die kleinsten der vitalen Pollenkörner haben 6 Rippen (was mit der Rippenzahl bei der Pflanze unter normalen Verhältnissen übereinstimmt); die grösseren haben 8—9 Rippen, sie sind offenbar unreduziert. An sehr grossen Pollenkörnern sind die Exinestrukturen zumeist defekt (Fig. 39 h).

KAPITEL VI.

Die Meiosis bei zwei als Resultat der Kreuzung zwischen *Galium-Mollugo-Typen* mit verschiedenen Chromosomenzahlen erhaltenen Typen.

Nur zweimal ist es mir gelungen, bei Kreuzung von Galieenformen mit verschiedenen Chromosomenzahlen Resultate in Form von Typen mit intermediärer Chromosomenzahl zu erhalten. In dem einen Falle (siehe S. 379) wurde ein tetraploides *Galium Mollugo* durch die Kombination *Galium 2-Mollugo* × *Galium 6-Mollugo,* in dem anderen ein *5-Mollugo* durch Kreuzung von *4-Mollugo* mit *6-Mollugo* erhalten.

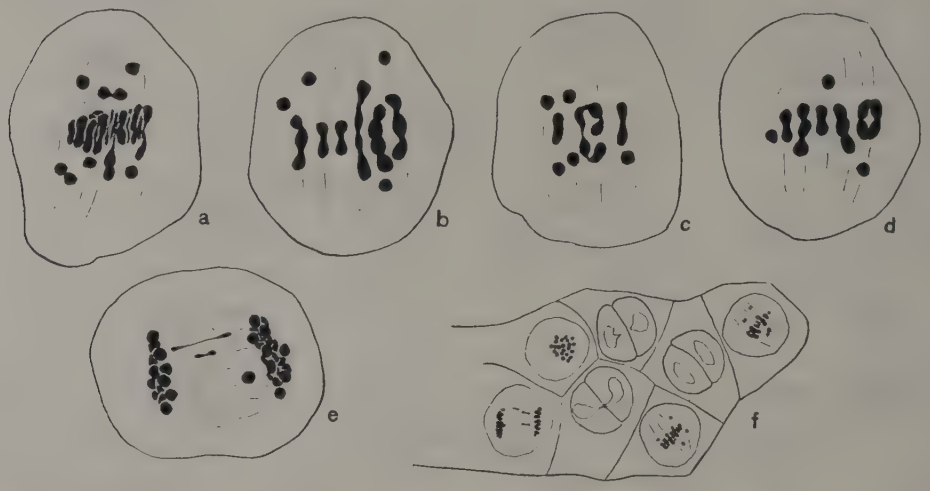


Fig. 40. Die Meiosis bei *Galium 5-Mollugo,* a Metaphase I mit (ungewöhnlich) vielen Univalenten, b—d Metaphase I (Kernfragmente) mit Univalenten, Gemini, Trivalenten, Tetravalenten und (in c) einem Pentavalent(?), e Anaphase I, f sukzedane Wandbildung, Restitutionskerne, Restitutionskernzerschneidung und leichte Synchronstörungen.

Das erzeugte tetraploide Individuum ist, was die Blütengrösse betrifft, ein Mittelding zwischen den Elternpflanzen. Von *6M* hat es offenbar die extrem dunklen Früchte ererbt, die für meine *6M*-Typen kennzeichnend sind. Dieselbe Eigenschaft findet sich bei meinem *5M,* dessen Blüten gleichfalls eine Grösse haben, die zwischen den Grössen der Elternpflanzen intermediär ist.

Die Reduktionsteilung bei diesem aus *2M* und *6M* erzeugten *4M* ist in ihren sämtlichen Phasen vollkommen regulär und unterscheidet sich in keiner Weise von der Reduktionsteilung der in der Natur vorkommenden *4M*-Typen. Ein oder zwei Tetravalente können demnach auch oft beobachtet werden. Der Pollen und die Fruchtbildung sind gut.

Bei *5M* treten, wie zu erwarten ist, Unregelmässigkeiten auf (Fig. 40). Leider ist es hier völlig unmöglich gewesen, Diakinesestudien anzustellen. Die Elemente sind nämlich bei diesem Typ während der Diakinese äusserst klein; man erhält am ehesten den Eindruck kleiner Chromosomenkörper, die mittels dünner Stränge

in verschiedener Weise miteinander verbunden sind, wobei die Details unanalysierbar sind. Während der Metaphase I sieht man 0—8, in der Regel 3—4 Univalente in der Spindel, sowie im Äquator Gemini, Trivalente, ein oder einige Tetravalente und ferner selten Bildungen, die, obwohl nicht völlig sicher, als Pentavalente betrachtet werden können. Die Studien liefern hier nicht eindeutige Resultate, und eine ganze Metaphase hat in keinem Falle studiert werden können. Vermutlich sind nicht selten mehr Univalente vorhanden, als die Beobachtung ergeben hat, sie liegen dann verdeckt hinter den Chromosomenmassen. Indessen ist es sicher, dass die Univalentenzahl nie 11 beträgt. Während der Metaphase I treten selten Nachzügler und Restitutionskerne auf. Die Zellbildung ist in sukzedane übergegangen, es werden demnach Zellwände schon zwischen den Interkinesekernen angelegt. Teilung II verläuft mit unbedeutenden Störungen. Vereinzelte Nachzügler sind beobachtet worden. Der Pollen ist von ungleichmässiger Grösse, macht aber den Eindruck hochgradiger Vitalität. Die Anzahl der Exinerippen schwankt zwischen 5 und 9. Die Pollen mit den meisten Rippen sind Riesenpollen, die sicher unreduziert sind. Die Fruchtbildung beläuft sich auf einige Zehntel Promille. Da aber die Pflanze nun gross und kräftig ist, wurden im Herbst Samen in nicht unbedeutender Menge erhalten, die in diesem Frühling zur Aussaat kommen werden.

Oben (Kap. II) ist festgestellt worden, dass innerhalb einer und derselben *Eugalium*-Art die Chromosomengrösse annähernd umgekehrt proportional dem Polyploiditätsgrad ist. Werden da Typen mit verschiedener Chromosomenzahl und demnach verschiedener Chromosomengrösse gekreuzt, wie es hier geschehen ist, so sollte man also erwarten können, dass die entstandenen Typen in demselben Kern Chromosomen verschiedener Grösse aufweisen. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall. Sowohl bei dem oben erwähnten *4M* wie bei *5M* kommt nur eine Chromosomengrösse vor, die mit der bei *4M* gewöhnlichen ziemlich gut übereinstimmt.

KAPITEL VII.

Die Reduktionsteilung bei einigen *Galium*-Artbastarden.

Artbastarden sind innerhalb der Sektion *Galieae* nicht so gewöhnlich. In schwedischen Floren wird nur eine geringe Anzahl solcher aufgeführt, nämlich *Galium Mollugo* × *Galium verum* (NEUMAN & AHLFVENGREN, LINDMAN) und *Galium palustre* × *Galium trifidum* (NEUMAN & AHLFVENGREN). In Schweden angetroffen worden ist auch *Galium Mollugo* × *G. verum* f. *ruthenicum* (EKMAN 1912). Ausländische Floren führen mehr Artbastarde an. So zählt HEGI auf: *Asperula glauca* × *Galium Mollugo, Asperula glauca* × *Galium verum, Galium Mollugo* × *G. verum, Galium Mollugo* × *G. verum* f. *praecox, Galium Mollugo* × *G. silvaticum, Galium Mollugo* × *G. rubrum, Galium aristatum* × *G. verum, Galium lucidum* × *G. verum, Galium lucidum* × *G. silvaticum, Galium silvaticum* × *G. verum, Galium boreale* × *G. Mollugo, Galium boreale* × *G. verum* und *Galium tricorne* × *G. aparine*.

Fig. 41. Die Meiosis bei einigen anormalen Typen der Abkömmlinge des Bastards *Galium 2MV*, a—g verschiedene meiotische Phasen bei »*MMVV*$_r$»-Typen, h—m d:o bei »*MMMV*»- und »*MMMV*$_r$»-Typen.

Durch Kreuzungsversuche ist es mir gelungen, die Bastarde *Galium 4-verum* × *G. 4-Mollugo, Galium 4-Mollugo* × *G. 4-lucidum, Galium 4-lucidum* × *G. 4-Mollugo, Galium 2-verum* f. *ruthenicum* × *G. 2-Mollugo, Galium 2-verum* × *2-lucidum* und *Galium 2-verum* × *Asperula 2-glauca* herzustellen. Eine ganze Reihe versuchter Kreuzungskombinationen misslangen (siehe S. 384). Von den hergestellten Bastarden haben bisher nur *2VM, 2LM,* (und *2ML*) und V_rM geblüht (V_r bezeichnet *verum*-Genom, in welches der *ruthenicum*-Faktor, eingeht), weshalb nur diese zytologisch haben studiert werden können. Zytologisch analysiert worden sind jedoch spontanes $(4M \times 4V)F_x$ von Grödinge, ein spontanes $(4M_e \times 4V)$ aus dem Bergianischen Garten (wahrscheinlich ist dies eine F_2, da es das einzige

Individuum ist, das in dem genannten Garten angetroffen worden ist; da es extrem breitblättrig war und neben einem typischen *Galium 4M* v. *elatum* (= $4M_e$) wuchs, ist es wahrscheinlich, dass dieses letztere in die Kombination eingeht) sowie eine Anzahl Pflanzen, die nach Rückkreuzung von *2MV* entstanden sind.

Bei sämtlichen *2LM, 2ML* und *2MV* (sowohl die synthetisierten wie auch die spontan im Hortus Bergianus und in Grödinge angetroffenen) stimmen die meiotischen Verläufe vollständig mit den Verläufen bei tetraploiden Galieen überein. Die Syndese ist kräftig, nur Gemini und oft ein oder bisweilen zwei Tetravalente sind vorhanden. Alle Phasen verlaufen danach normal. Der Pollen ist gut und die Fruchtbildung ist ebenfalls gut, in der Regel sehr gut, da sie jedenfalls die beste übertrifft, die je bei *4V* beobachtet worden ist. HOMEYER (1932) hat festgestellt, dass die Keimfähigkeit des Pollens bei *2MV* gut ist. Die Samenkeimung ist nach HOMEYER bei *2MV* gleichfalls gut, was ich zu wiederholten Malen zu bestätigen Gelegenheit gehabt habe.

Von F_2-Individuen und Rückkreuzungen sind einige Pflanzen zytologisch studiert worden (Fig. 41):

2VM × ***2VM*** (die Eltern waren in meiotischer Hinsicht völlig normal). Pollenproben sind nur von den relativ wenigen Pflanzen genommen worden, die 1936 blühten. Von 26 untersuchten Pflanzen hatten 25 völlig normalen Pollen, eine hatte Staubbeutel, deren Inhalt vollständig degeneriert war. Eine Detailuntersuchung ergab, dass bei dieser letzteren die Meiosis durchaus normal war, dass aber sämtliche Pollenzellen gleich nach der Tetradenauflösung degeneriert waren. Die Tapetenzellen waren hierbei intakt geblieben.

4M × ***2V$_r$M*** (die letztere Pflanze im Bergianischen Garten spontan gebildet). Von 10 untersuchten Pflanzen waren 9 völlig normal. Das abweichende Individuum verhielt sich in den meisten Teilungen normal, bisweilen aber wurden Zellen mit vereinzelten Univalenten und mit sehr stark eingeschnürten Restitutionskernen angetroffen. Der Pollen war von etwas ungleichmässiger Grösse.

2MV (spontane Form von Grödinge) × ***4M.*** Von 10 untersuchten Pflanzen waren 7 völlig normal. Auch die übrigen Individuen zeigten meistens normale Teilungen. Nicht selten kamen jedoch zwei Univalente vor, die sich teilen konnten. Eingeschnürte Restitutionskerne wurden angetroffen. Der Pollen erscheint demungeachtet völlig normal.

2MV (spontane Form aus dem Bergianischen Garten) × ***2V$_r$M*** (desgl.). Von 4 untersuchten Pflanzen waren 3 normal. Das abweichende Individuum zeigte oft vereinzelte Univalente und Nachzügler. Tetravalente schienen sehr selten zu sein.

Das Individuum *V_rM,* das 1936 blühte, hat keine Aufschlüsse darüber gegeben, wie die Meiosis geschieht, es ist nämlich abnorm. Die Staubbeutel sind wohlausgebildet, aber ganz homogen, keine Spur von einem Archespor ist wahrzunehmen. Ich habe etwa ein Dutzend *VM*-Pflanzen in Kultur, weshalb ich hoffe, in Zukunft den Verlauf der Meiosis bei diesem Typus bestimmen zu können.

KAPITEL VIII.

Bemerkungen über den Mechanismus der in Kapitel IV–VI erwähnten Aberrationen.

Die Vereinigung zweier Kerne in einer Zelle ist als Syndiploidie (STRASBURGER 1907) oder Endoduplikation (JØRGENSEN 1928) bezeichnet worden. Die Erscheinung ist durchaus nicht ungewöhnlich. Oft ist jedoch der Prozess nicht auf die Verschmelzung zweier Kerne beschränkt, sondern mehrere Kerne können miteinander verschmelzen, für welchen Vorgang man den Ausdruck Synpolyploidie verwenden könnte. Mehrere Beispiele von Syndiploidie oder -polyploidie werden bei DARLINGTON (1932, Tab. 8) angeführt. Oben ist gezeigt worden, dass die Verschmelzung bei einem gewissen Typ von *Galium 4-verum* durch die Chromosomenreaktionen während der ersten Prometaphase der Meiosis erfolgt, dank dem Umstande, dass die Kerne, wenn sie in dieses Stadium eintreten, schon einige Zeit dicht aneinander gedrückt gelegen haben. In voller Übereinstimmung mit dem Zustandekommen der Syndiploidie (-polyploidie) bei diesem *4V*-Typ ist, glaube ich, das Zustandekommen desselben bei *Triticum aegilopoides* × *Aegilops squarrosa*. Hier fanden KIHARA u. LILIENFELD (1934), dass die Kerne, die in mehrkernigen Pollenmutterzellen in engem Kontakt miteinander lagen, sich synchron teilten und in Metaphase I eine syndiploide Metaphaseplatte bildeten. Ich halte es für nicht ausgeschlossen, dass das Verhältnis oft das gleiche bei von SHIMOTOMAI (1931, 1933) beschriebenen *Chrysanthemum*-Bastarden ist. An diesen Verlauf erinnern auch etwas die Kernverschmelzungen in Embryosäcken, die sich nach dem *Fritillaria*-Schema entwickeln. Dieser Weg für das Zustandekommen von Syndiploidie (-polyploidie) ist indessen nicht der einzige. Bei *Galium flavicans* scheinen die Verschmelzungen früher zu erfolgen, da Diakinesen mit erhöhter Chromosomenzahl vorkommen. Ferner sind bei dem Nachkommen des *Galium 4-Mollugo*-Types *4Mb* verschiedene Fälle von Kernverschmelzungen nachgewiesen worden, wo die Kerne sich im Prophasestadium befinden. Bei *Taraxacum* (GUSTAFSSON 1932) ist gleichfalls beobachtet worden, dass die Verschmelzungen in verschiedenen Stadien erfolgen können. Zu den syndiploiden Vorgängen können auch die zahlreichen Fälle von Kernverschmelzungen gerechnet werden, die in somatischen Zellen nach Behandlung mit Chemikalien auftraten oder durch Gallbildungen hervorgerufen worden waren (siehe vor allem NEMEC 1926, 1929 usw.). Es fragt sich jedoch, ob nicht einige dieser Vorgänge als Fälle von Restitutionsbildung zu betrachten sind. Syndiploide (-polyploide) Sporenmutterzellen können also wenigstens auf zwei verschiedene Weise entstehen: durch Zusammenschmelzung von Kernen, die mittelst Kernmembrane distinkt abgegrenzt sind, und durch »Vermischung» der Chromosomenhaufen während der früheren meiotischen Teilungsphasen.

Verschiedentlich ist das Zytomixisphänomen Gegenstand der Diskussion gewesen. Viele Forscher meinen, dass es sich dabei nur um ein Fixierungsartefakt handelt, andere, dass es wirklich im Leben vorkommt und Bedeutung für eine Veränderung der Chromosomenzahl in den Zellen besitzt. In meinem meiotisch-aberranten Material ist Zytomixis während der Prophase bedeutend gewöhnlicher als bei dem normalen, wo sie fast nie vorkommt. Am gewöhnlichsten ist die Zytomixis bei dem Typ *4Vsj3,* wo sie in der Prophase gar nicht selten ist. Die Diakinesestudien zeigen jedoch, dass ihr alle Bedeutung für eine Änderung der Chromatinmengen abgeht. Zu derselben Schlussfolgerung sind KIHARA u. LILIENFELD (1934) gekommen. Ob die Zytomixis während der Prophase ein Artefakt ist, das verschieden stark bei verschiedenen Individuen vielleicht in Zusammenhang mit dem Bau der Zellwände hervortritt, oder ob sie eine Reaktion der Pflanze in vivo bei mehr oder minder abnormen Milieu oder abnormen genetischen Verhältnissen darstellt, lässt sich nicht entscheiden.

KIHARA u. LILIENFELD (1934) sind der Ansicht, dass ausser dem Übertritt nahezu strukturloser Chromatinmassen aus einer Zelle in eine andere, Zytomixis, noch ein anderer Prozess vorliegt, wobei Kernteile oder ganze Kerne in die Nachbarzelle übertreten. Es gibt nun verschiedene Fälle, die sich auf diese Weise deuten liessen (GELIN 1934, KATTERMANN 1933, SHIMOTOMAI 1933, KIHARA u. LILIENFELD 1934). Möglicherweise kann es sich jedoch um defekte Wandbildung oder um eine Störung der prämeiotischen Teilung, die zur Bildung von Zwergkernen geführt hat (vgl. SHIMOTOMAI 1933), oder um eine Kombination dieser beiden Erscheinungen handeln. Ohne zu der Sache in ihren Einzelheiten bestimmt Stellung zu nehmen, schliesse ich mich der Ansicht KIHARAS u. LILIENFELDS an, dass unter der Bezeichnung Zytomixis verschiedene Prozesse beschrieben worden sind. Dass die von MADGE bei *Hedychium* beschriebene Kernwanderung etwas ganz anderes als Zytomixis ist, scheint mir wie GATES (MADGE 1934) ohne weiteres klar.

Der Restitutionskern wurde 1927 von ROSENBERG beschrieben. Dieser Weg zur »Wiederherstellung» der unreduzierten Chromosomenzahl während der Sporogenese ist nicht als der einzige betrachtet worden. Es sind mehrmals Fälle nachgewiesen worden, wo die unreduzierte Zahl durch Zusammenführung der Chromosomenmassen in den verschiedenen Metaphaseplatten oder an den Anaphasepolen während Teilung II wiederhergestellt worden ist. An anderer Stelle (FAGERLIND 1936 c) habe ich die Vermutung geäussert, dass, wenn vielleicht nicht alle, so doch die meisten dieser »Verschmelzungen» auf frühere Restitutionskerne zurückzuführen sind. Die bei aberranten *Galieae* nachgewiesenen meiotischen Verhältnisse stehen in voller Übereinstimmung mit dieser Betrachtungsweise. Es ist überzeugend dargetan worden, dass, wenn die Restitutionskerne an der Mitte stark eingeschnürt sind, ihre beiden Lappen sozusagen ihre Individualität beibehalten. Jeder Lappen bildet seine Metaphase, die Platten sind jedoch durch einen mehr oder weniger zahlreiche Chromosomen enthaltenden Konnex miteinander verbunden; doch können sie in ganz verschiedenen Ebenen

gebildet werden. Dass die Lappen nicht ganz unabhängig voneinander sind, geht daraus hervor, dass bei dem letztgenannten Verfahren die Ebenen weich ineinander übergehen; auf diese Weise sind die beiden Ebenen kontinuierlich, aber mehr oder minder stark gebogen. Infolge dieser Verhältnisse weist die »Summationsplatte» dann Teilungsfiguren mit 2, 3 oder 4 Polen auf. Dadurch kommen eben die Bilder zustande, die es bewirken, dass man den Eindruck erhält, als seien Verschmelzungen erfolgt. Handelte es sich um wirkliche Verschmelzungen, so müssten, wie ich 1936 hervorhob, auch Metaphasen während Teilung II oder Anaphasespindeln mehr oder weniger nahe beieinander angetroffen werden. Dies wurde bei dem damals studierten Material (*Bouvardia*-Bastarde) nicht gefunden und ist auch bei dem aberranten *Galieae*-Material nicht beobachtet worden. Eine Stütze für meine Ansicht liefern auch die bei *Galium 8-laevigatum* beobachteten »Schnabelkerne». Ist die Anzahl Elemente in dem »Schnabel» relativ gross (d. h. ist der »Schnabel» lang und breit), so kann der letztere sich mehr oder weniger unabhängig von dem Kernkörper verhalten. Hierdurch kann jeder der beiden Kerne während der Teilung II sich mit Hilfe einer tripolaren Spindel teilen. Bei dieser Erklärungsweise ist auch die nach abnormen Teilungen oft beobachtete Erscheinung verständlich, dass in der Tetrade chromatische Elemente als Konnexe zwischen Kernen verlaufen, die nicht als Schwesterkerne anzusehen sind. Die von mir beobachteten Variationen, die nach der Bildung von Restitutionskernen oder »Schnabelkernen» entstehen, werden durch Fig. 42 veranschaulicht.

Dieselbe Methode zur Herabsetzung der Chromosomenzahl, wie sie diese multipolaren Teilungen in Wirklichkeit darstellen, ist mehrmals in somatischen Teilungen von NEMEC (1926, 1929 u. früher) nachgewiesen worden. In diesen Fällen handelt es sich um Kerne, deren Polyploiditätsgrad durch Verschmelzung mehrerer Kerne erhöht worden ist, ob dies nun rein spontan oder durch Einwirkung von Chemikalien geschehen oder durch Gallbildungen induziert worden ist. Gleichwertig hiermit sind auch die Verhältnisse bei multipolaren Teilungen nach Synpolyploidiebildung. Die mechanischen Ursachen dieser somatischen Reduktion der Chromosomenzahl sind offenbar völlig dieselben wie bei den von mir geschilderten multipolaren Teilungen während der Meiosis nach der Bildung von Restitutionskernen. Die Kernverschmelzung ist offenbar, wenn die Teilung eintrifft, noch nicht vollständig gewesen, d. h. der Kern ist seiner Form nach mehr oder weniger lobiert. Die Form der Kerne bei NEMEC stimmt auch hiermit überein. Jeder der beiden Lappen (Teilkerne) bildet dann Metaphase in eigener Ebene, die nicht notwendigerweise mit der der übrigen zusammenzufallen braucht. Die Voraussetzung für eine multipolare Teilung ist dann vorhanden. Eine andere Voraussetzung für multipolare somatische Teilung liegt natürlich auch dann vor, wenn in dem Soma ein Restitutionskern gebildet worden ist (vielleicht sind mehrere der Kernverschmelzungen bei NEMEC in Wirklichkeit Restitutionskerne). Auf diese Weise lassen sich wohl sämtliche Beispiele des Vorkommens multipolarer Spindeln im Tapetum (z. B. *Magnolia Yulan* GUIGNARD 1898) und im Endosperm (z. B. *Fritillaria imperialis* DIXON 1895, *Corydalis cava* TISCHLER 1900) erklären. Das Verhältnis bei *Fritillaria imperialis,* das früher als eine Übergangsform zwischen Mitose und Amitose betrachtet worden ist, ist sicherlich durch ein

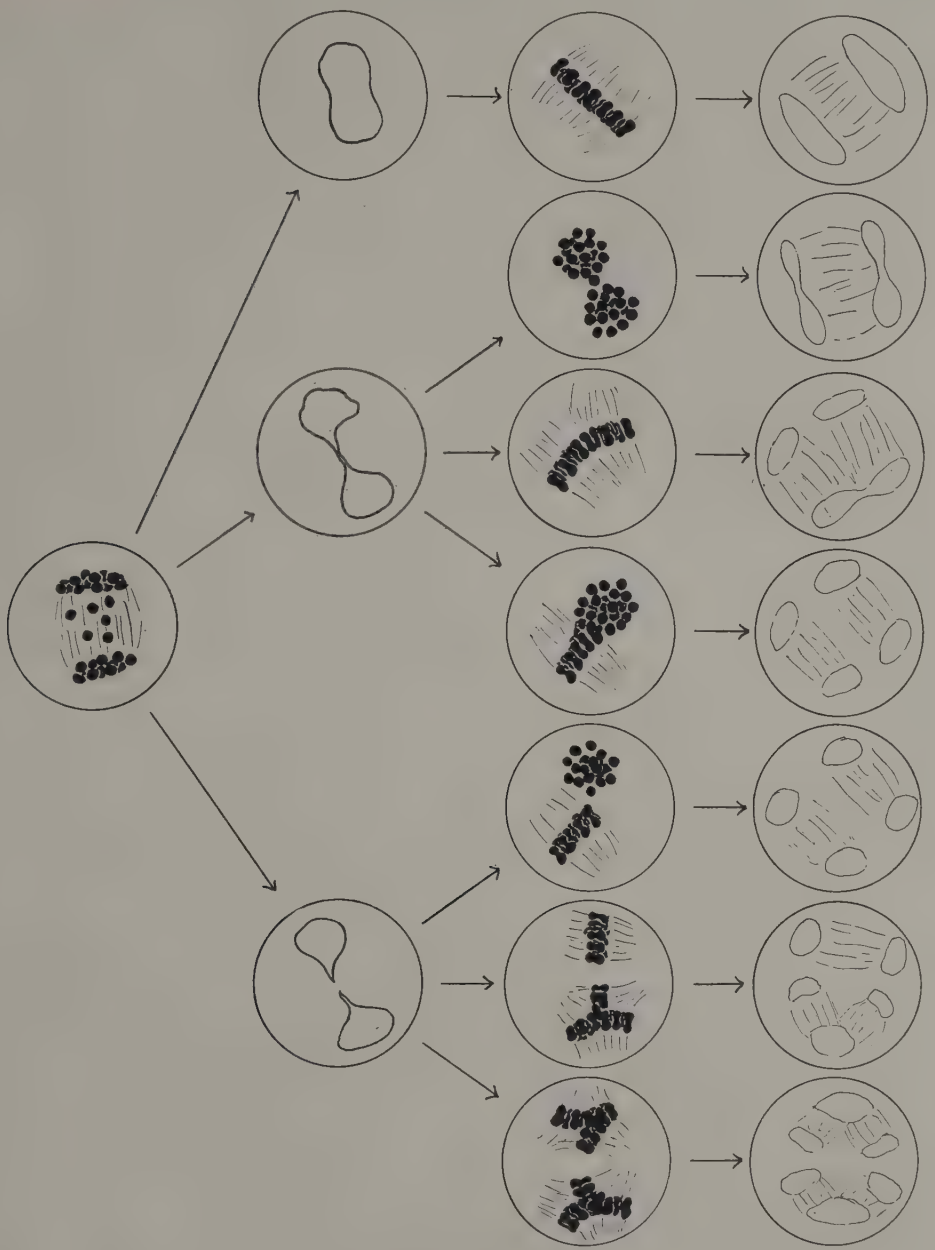


Fig. 42. Übersicht des Kernteilungsmechanismus nach vorheriger Restitutions- oder Schnabelkernbildung.

Zusammenwirken von Kernverschmelzungen, Restitutionskernbildung und Multipolarität bedingt. Ähnliche Verhältnisse werden auch in Endospermen angetroffen, die bei Kreuzungen vom Typus 2n × 4n gebildet worden sind (siehe S. 378—389).

Bei den Galieen sind Individuen mit mehr oder weniger ausgeprägter Asyndese angetroffen worden. Durch Einwirkung der Herbstkälte kann auch bei einem normalen Individuum Asyndese induziert werden. Genetisch bedingte Asyndese ist nichts Ungewöhnliches mehr (siehe oben). Durch Kälte- und Wärmeeinwirkung sowie durch Einwirkung von Chemikalien ist schon früher bei verschiedenen Pflanzen Asyndese hervorgerufen worden. Bei Hybriden ist sie ja auch mehr oder minder gewöhnlich.

Durch das Studium der Prophase bei asyndetischem *Zea* zeigte BEADLE (1933), dass Paarung zwischen den homologen Fäden dennoch während des Zygotäns erfolgte. Während der Diakinese war dagegen die Asyndese kräftig, woraus BEADLE schloss, dass keine Chiasmabildung erfolgt war, und dass die Fäden daher wieder voneinander geglitten waren. Derselben Art scheint die Asyndese bei *Hevea* (RAMAER 1935) und *Crepis* (RICHARDSON 1936) zu sein. Mein unter normalen physiologischen Verhältnissen asyndetisches *Galium*-Material habe ich hinsichtlich der Prophase kaum studieren können. Dies ist dagegen bei dem der Herbstkälte ausgesetzten Material möglich gewesen. Hier zeigt sich volle Übereinstimmung mit dem von BEADLE geschilderten Verlauf. Die Fäden liegen während der frühen Diakinese deutlich gepaart, Chiasmata sind überhaupt nicht vorhanden, oder es finden sich in vereinzelten Paaren 1 oder 2 Stück. Bei Arten oder Bastarden mit mehr oder weniger ausgeprägter Asyndese hat es sich gezeigt, dass die Univalenten in der späteren Diakinese mehr oder minder paarweise liegen (RYBIN 1927, HEILBORN 1935, FAGERLIND 1936 d). »The former type (= Univalente paarweise nebeneinander) might have been associated by a too strong terminalisation resulting in the final resorption of the 'terminal chiasmata', or both types of univalents may owe their existence to a total failure of chiasmaformation» (HEILBORN 1935). Ein solches paarweises Auftreten von Univalenten auch in später Diakinese zeigt sich oft bei meinen asyndetischen *Galieae*-Typen und in dem »gefrorenen» Material.

Einen ausserordentlich wichtigen Beitrag zur Lösung der Frage, welche Faktoren auf die Syndese einwirken, bilden die in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten von WHITE (1934), SAX (1935), OEHLKERS (1935 c, 1936) und STRAUB (1936). Für *Tradescantia* bzw. *Acrideae* zeigten SAX und WHITE dass die Temperatur auf die Chiasmafrequens (nach WHITE wahrscheinlich primär auf die Interferenz) einwirkte. OEHLKERS und STRAUB haben den Nachweis geführt, dass Nahrungs- und Wassergehaltsverhältnisse bei der Ausbildung von Chiasmata eine Rolle spielen. Durch das Studium von *Rhoeo discolor, Campanula persicifolia* und *Gasteria trigona* ist STRAUB zu der Auffassung gekommen, dass sowohl niedrigere als höhere Temperatur in der Regel herabsetzend auf die Chiasmatafrequenz wirkt, sowie dass die Temperatur vielleicht nicht die direkte Ursache hiervon ist, sondern dass diese in dem Wasserzustand der Pflanze liegt. STRAUB wies auch für *Campanula* nach, dass die Terminalisation bei erhöhter Temperatur an Stärke abnahm.

Aus dem Angeführten geht deutlich hervor, dass es eine Art »Asyndese» gibt, die nicht bedingt ist durch mangelnde Syndese während des Zygotäns, sondern durch das Fehlen von Chiasmata während der Diakinese. Es kann als

sicher angesehen werden, dass in der Regel dieses Fehlen von Chiasmata dadurch bedingt ist, dass Chiasmata überhaupt nie zur Ausbildung gekommen sind, und nicht durch eine abnorm starke Terminalisation.

Ein ganz anderer Typus von Asyndese ist offenbar der, den HUSKINS & HEARNE (1933) u. a. für *Avena* und *Triticum* beschrieben haben. Hier ist die Zygotänpaarung ganz aufgehoben. Von demselben Typ ist nach YAMAMOTO (1934) die Asyndese bei einem Typ von *Rumex acetosa*.

Es wäre interessant zu kennen, wie die von MCCLINTOCK (1933) u. a. beschriebene s. g. non-homologe Chromosomenpaarung hinsichtlich des vorstehenden zu beurteilen ist.

Mit Hilfe seiner »precocity»-Theorie (»Meiosis differs from mitosis in the nucleus entering prophase before the chromosomes divide instead of after they divide») will DARLINGTON (1932) einige damals bekannte Fälle von Asyndese erklären. Infolge des »precocity»-Phänomens wird bei Meiosis die Prophase länger als bei Mitose, weshalb die Chromosomenkontraktion stärker werden kann. Mehrere Fälle von Asyndese stehen (z. B. Apomikten) in Zusammenhang mit einer Verzögerung der Entwicklung der Pollenmutterzellen und einer Störung des Synchronismus.

DARLINGTON meint nun, dass, wenn diese Verzögerung stattgefunden hat, die Chromosomen sich bereits geteilt haben, weshalb normale Paarung nicht mehr erfolgen kann. Diese Erklärung reicht wohl zu, um die Asyndese im Verein mit zeitlicher Verschiebung und Ausbleiben der Kontraktion zu erklären, die BERGMAN (1935 c) bei einem Typ von *Leontodon* gefunden hat, und die bei einigen Apomikten während der Teilung der Embryosackmutterzellen vorkommt. Sie ist dagegen nicht ohne weitgehende Modifikation verwendbar, um die Asyndese zu erklären, wo normale Kontraktion vorliegt und die Zygotänpaarung offenbar normal gewesen ist. Ob die asyndetischen Zwergformen von *Triticum* und *Avena*, die HUSKINS beschrieben hat, sich auf diese Weise erklären lassen, ist ungewiss; die völlig normale Kontraktion spricht gegen eine solche Annahme. Absolut unmöglich mit Hilfe dieser Theorie zu erklären sind die von mir im äussersten Bezirk des mehrzelligen weiblichen Archespors bei den Galieen angetroffenen Verhältnisse und vor allem das Auftreten von an Meiosis stark erinnernden Teilungen in dem Soma mehr oder weniger nahe dem Archespor (siehe Teil I). Was die Verhältnisse bei *Crucianella* betrifft, so ist sogar die Kontraktion stärker in diesen Teilungen, als wenn normale Meiosis erfolgt. Demungeachtet ist das Auftreten von Univalenten gewöhnlicher als das von Gemini.

Aus dem Obigen geht hervor, dass die Ursache der Asyndese verschieden sein kann. Ist DARLINGTONS »precocity»-Theorie richtig, so kann eine Verschiebung in der Zeitfolge Asyndese mit sich bringen, die dann von herabgesetzter Kontraktion der Chromosomen begleitet ist. Eine andere Erklärung liesse sich suchen in einem Ausbleiben der Zygotänpaarung, unabhängig davon, ob die Fäden vorher gespaltet sind oder nicht, ferner in einem Ausbleiben der Chiasmabildung (oder schliesslich in einer totalen Auflösung der Chiasmata).

Bei den asyndetischen Galieentypen ist mehrmals nachgewiesen worden, dass die Wandbildung in sukzedane übergegangen ist. Ein ähnlicher Fall liegt nach ROSENBERG (1917, 1926 und mündliche Mitteilungen) vermutlich bei *Hieracium* vor. Beim Mais (BEADLE 1929—1933) wird der normale Verlauf der Wandbildung von chromosomgebundenen Genen kontrolliert. Die Annahme liegt da nahe, dass dies auch bei den Galieen zutrifft. Man könnte sich da vorstellen, dass die Gene, die die Asyndese und die sukzedane Wandbildung verursachen, identisch oder stark gekoppelt wären. Hiergegen spricht jedoch das Auftreten sukzedaner Wandbildung bei dem von mir kultivierten *5M*-Biotyp. Es ist demnach wahrscheinlicher, dass die Störungen des mechanischen Systems, die durch die abnormen Chromosomenreaktionen hervorgerufen werden, rein mechanisch eine Umstimmung der Wandbildung mit sich bringen. Hiergegen spricht freilich, dass sukzedane Teilung nicht auch bei dem »gefrorenen» *Mollugo*-Typ eintrat. Ein Umschlagen des Wandbildungstyps ist früher bei *Drosera* (LEVINE 1916) und *Plantago major* (EKSTRAND 1918) beobachtet worden. Ganz verschieden von diesem Umschlagen des Wandbildungstypus ist die Wandbildung bei Apomikten, Bastarden oder genetisch gestörten Typen, wo nur eine effektive Teilung erfolgt, weshalb eine Wand auch hier in einem »Dyadenstadium» zur Anlegung kommt.

KAPITEL IX.

Ist die Polyploidie bei den Galieen intra- oder interspezifisch?

In meiner vorläufigen Mitteilung 1934 warf ich die Frage auf, ob die intraspezifische Polyploidie (sie wurde damals von mir Autopolyploidie genannt), die bei den Galieen so häufig auftritt, wirklich intraspezifisch ist, oder ob es sich denken lässt, dass die Polyploidie durch Chromosomenverdoppelung bei Bastarden zwischen einander nahestehenden, aber doch verschiedenen Arten entstanden sei. Bis zu einem gewissen Grade ist die Beantwortung dieser Frage eine Geschmackssache, indem sie davon abhängt, wie der Artbegriff abgegrenzt wird. *Crucianella angustifolia, Galium flavicans, G. boreale* und *G. setaceum* sind wenig variable Arten, und von ihnen sind wenige oder keine Formen beschrieben worden. Bei ihnen muss demnach die Polyploidie als intraspezifisch betrachtet werden. Die Arten *Galium Mollugo, G. verum, G. aparine, G. palustre* sind dagegen sehr polymorphe Arten. Von diesen sind auch eine grosse Anzahl Unterarten, Varietäten und Formen beschrieben worden. So haben verschiedene Systematiker und Floristen *Galium Mollugo* L. in mehrere »Arten» aufzuspalten versucht. Modernere Floren führen mindestens die »Arten» *Galium Mollugo, G. elatum, G. tirolense* und *G. erectum* auf, und jede derselben wird dann noch in eine oft grosse Anzahl Unterarten, Varietäten und Formen aufgeteilt. Die Forscher, die sich mit diesen Aufgaben beschäftigt haben, sind zu sehr verschiedenen Resultaten gelangt und haben verschiedene Typen, aber unter Beibehaltung dieser Namen, beschrieben. Die vielleicht besten Aufteilungen sind von BRAUN (1892) und HAYEK (1911—14) vorgenommen worden. Beide — vor

allem der erstgenannte — schiessen indessen beträchtlich über das Ziel hinaus, indem sie eine grosse Menge Formen von allen ihren Unterarten mit besonderen Namen begabt haben, was schliesslich zur Schaffung eines neuen Namens für jede neue Genkombination führen müsste. Sie sind jedoch beide zu dem Resultat gekommen, dass sämtliche »Kleinarten» als verschiedene Formen, in denen ein und dieselbe Art auftritt, aufzufassen sind. HOMEYER (1932, 1935) glaubt gefunden zu haben, dass die »Kleinart» *Galium Mollugo* tetraploid, *Galium elatum* dagegen diploid ist. Dies ist ein Irrtum. Vermutlich hat HOMEYER nur ein Individuum oder wenige von jeder »Art» untersucht. 1934 hatte ich von *Eu-Mollugo* sowohl einen diploiden wie einen tetraploiden und hexaploiden Typ und von *G. elatum* einen diploiden und eine tetraploiden Typ gefunden. Nun habe ich auch von *G. tirolense* diploide und tetraploide Individuen angetroffen.

Bei *Galium verum* beging ich (FAGERLIND 1936) denselben Fehler wie HOMEYER bei *Galium Mollugo,* indem ich *Galium verum f. praecox* als diploid im Gegensatz zur Hauptart, die tetraploid war, bezeichnete. Nun hat es sich gezeigt, dass von den diploiden *Galium verum*-Typen die zahlreichsten Individuen typische *Galium verum* sind. Von *Galium verum f. praecox* sind indessen bisher nur diploide Individuen angetroffen worden. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass *praecox* auch tetraploid vorkommt. Interessant wäre es, festzustellen, ob die in Dänemark nunmehr vorkommende Form *praecox* tetraploid ist. Die Form *ruthenicum* von *Galium verum* kommt gleichfalls sowohl diploid (Baku, Razakstan, Alatan und andere (südliche?) Lokalitäten in Kaukasien, Turkestan oder U.S.S.R.) als auch tetraploid (Hassle und kult. im Hort. Berg.) vor.

Für mehrere Arten der *Galium*-Gattung kann man demnach, auch wenn der Artbegriff sehr eng gefasst wird, von intraspezifischer Polyploidie sprechen. Hält man sich an die Fassung des Artbegriffs innerhalb der Gattung, wie sie von den meisten floristischen Werken vertreten wird, so kann man sogar von Polyploidie innerhalb der Rasse sprechen. Da die Rassen oft nur durch einen einzigen Faktor voneinander geschieden sind (z. B. *ruthenicum* von *Eu-verum,* siehe S. 360), so kann jedoch die »intrarassische» Polyploidie falsch sein. Die Polyploidie kann »interrassisch» sein, aber infolge davon, dass die Eigenschaft bei der einen Rasse dominiert, erhält man den Eindruck des »Intrarassischen». Eine solche Polyploidie kommt offenbar bei *Galium verum — ruthenicum* vor.

Es fragt sich: kann auch die intraspezifische Polyploidie falsch sein? Rein theoretisch gesehen, ist dies nicht unmöglich; da hierzu aber erforderlich ist, dass die sämtlichen Eigenschaften der einen Art über die entsprechenden der anderen dominieren, ist es kaum denkbar. Ich bezweifle jedoch nicht, dass eine ganze Reihe tetraploider Typen, die von mir oder anderen als typische *Galium Mollugo* betrachtet worden sind, artfremden Einschlag haben können. So würde der von mir erhaltene tetraploide Bastard *Galium lucidum* × *Mollugo,* wenn er in der Natur angetroffen worden wäre, als ein *Galium Mollugo* betrachtet werden, von dem er sich nur durch den Steifigkeitsgrad der Blätter und die kaum wahrnehmbaren seidig glänzenden Längslinien auf der Unterseite der Blätter unterscheidet (*Galium lucidum* wird jedoch von einigen Floristen als eine Unterart von *Galium Mollugo* betrachtet).

Ferner sind eine ganze Reihe Spaltungsprodukte in der Nachkommenschaft von »*MMMV*» nicht unterscheidbar von *4M*, und kaum ist auch »*MMMV*» selbst von *4M* verschieden. Nicht selten wird in der Natur *4M* mit in der Knospenlage schwach hellgelben Blüten angetroffen. Seltener ist *4M* mit deutlich wahrnehmbarem *verum*-Duft. Diese beiden Kategorien sind wohl meistens als Abspaltungen der obenerwähnten Art aufzufassen. Gleichwertig mit diesen ist die *laevigatum*-Form, die in Dorpat und mehreren anderen botanischen Gärten vorkommt (vermutlich haben sie alle denselben Ursprung). Wenn nicht das Individuum selbst die Einmischung von *verum* verrät, so verrät diese sich in den mit gelbfarbigen Blütenkronen versehenen und *verum*-duftenden Individuen, die in der Nachkommenschaft auftreten. Es kann demnach als festgestellt angesehen werden, dass nicht alle Individuen, die als einer und derselben Art mit intraspezifischer Polyploidie angehörig betrachtet werden, dahingehören. Eine geringere oder grössere Anzahl derselben kann mehr oder weniger interspezifisch polyploid sein.

Es dürfte am wahrscheinlichsten sein, dass die polyploiden Typen innerhalb der Galieen durch gametische Verdoppelung entstanden sind. Auch somatische Verdoppelung ist indessen denkbar. Endgültigen Bescheid können nur fortgesetzte Kreuzungsversuche geben, vor allem solche mit den aberranten Typen. Die tetraploiden Typen können jedoch sekundär durch Kreuzung zwischen einem 2- und einem 6-Typ entstehen. Durch Kombination von unreduzierten Gameten des 2-Typs und reduzierten des 4-Typs sind gleichfalls Tetraploide erhalten worden (siehe S. 380). Die 6-Typen sind wohl als über einen 3-Typ hin oder durch Kombination eines reduzierten mit einem unreduzierten Gameten des 4-Typs entstanden anzusehen. Was den gegenseitigen Zusammenhang zwischen den verschiedenen polyploiden Typen betrifft, so will ich betonen, dass hier schon der 2-Typ der polymorphen Arten (*Galium Mollugo, G. verum* usw.) aus mehreren Typen besteht, die Mutationsfähigkeit besitzen, sowie dass die 4-Typen einer Art vermutlich nicht ein einziges Mal aus ein 2-Typ irgendwelcher Art, sondern mehrmals entstanden sind und vermutlich fortgesetzt entstehen, und zwar nicht an einer Stelle, sondern wahrscheinlich an mehreren Stellen. Dasselbe gilt natürlich auch für die Entstehung der höheren Polyploiden. Innerhalb der *Mollugo*-Serie können demnach aus verschiedenen *2-Mollugo*-Typen verschiedene *4-Mollugo*-Typen entstehen, die dann ihre eigene Fähigkeit zu Mutation und Spaltung besitzen. Die Folge ist, dass die Art durch einen Wirrwarr von Typen vertreten ist, die systematisch auseinanderzuhalten schwer oder unmöglich ist. Innerhalb anderer Arten können vielleicht die hochpolyploiden Typen als monophyletische oder als annähernd solche angesehen werden. Dies trifft wahrscheinlich für *Biscutella laevigata* zu (MANTON 1934).

Als Grund für die Vermutung, dass es sich bei den Galieen wirklich um intraspezifische Polyploidie handelt, führte ich 1934 das Vorkommen der Tetravalenten bei den tetraploiden Typen an. Nachdem nun konstatiert worden ist, dass eine ähnliche Anzahl Tetravalente auch bei *2MV* und in dessen Nachkommen und Rückkreuzungsprodukten vorkommen, kann dem Auftreten der Tetravalenten nicht länger irgendwelche Bedeutung für die Entscheidung der

Frage beigemessen werden. Es ist ja doch als sicher anzusehen, dass intraspezifische Polyploidie bei den Galieen vorkommt, und dass sie gewöhnlich ist. Kommt nun auch interspezifische Polyploidie vor? Es gibt innerhalb der *Galium*-Gattung eine Art, deren interspezifische Entstehung fast als sicher anzusehen ist, nämlich *Galium Schultesii*. Bezüglich sämtlicher Eigenschaften, die die Arten *laevigatum* (= *polonicum*) und *silvaticum* voneinander scheiden, nimmt *Schultesii* eine Mittelstellung ein. *Galium Schultesii* ist von mir stets nur hexaploid angetroffen worden, obgleich an die 30 Typen von verschiedenen Standorten her untersucht worden sind. *G. laevigatum* ist von mir als tetraploid nachgewiesen worden (mit Ausnahme der beschriebenen octoploiden *laevigatum*-Form). HOMEYER führt *G. laevigatum* als hexaploid an, wobei jedoch zu beachten ist, was oben auf S. 275 bemerkt wurde. *G. silvaticum*, wovon gleichfalls ein grosses Material studiert worden ist, ist diploid. Die Chromosomenzahlen stehen also mit der Auffassung in Einklang, dass die Art *Galium Schultesii* durch Verdoppelung der Chromosomenzahl bei einem Bastard zwischen *Galium laevigatum* und *G. silvaticum* entstanden ist.

Das tetraploide *Galium laevigatum* ist oben als *4-laevigatum* bezeichnet worden. Dies würde ja eine intraspezifische Tetraploidie bedeuten, deshalb ist die Bezeichnung vielleicht unrichtig. Es ist kaum zu bezweifeln, dass *G. laevigatum* in einem genetischen Zusammenhang mit *G. Mollugo* steht. Die Art lässt sich denken als ein verdoppelter Bastard zwischen *Galium 2-Mollugo* und einem diploiden *Eugalium*, das dem in den Karpathen endemischen *Galium Kitaibelianum* nahesteht. *G. laevigatum* erinnert in seinem Blütenstand und in seiner Blattform an die letztere Art, und eben diese Charaktere unterscheiden es von dem typischen *Galium Mollugo*.

Behufs späterer Synthetisierung von *Galium laevigatum* und *G. Schultesii* habe ich Kreuzungsversuche zwischen einerseits *Galium Kitaibelianum* und *G. Mollugo*, andererseits *Galium laevigatum* und *G. silvaticum* angestellt. Diese Versuche (siehe S. 384) haben jedoch nie Samen als Resultat ergeben.

KAPITEL X.

Wie unterscheiden sich innerhalb der Galieen die intraspezifischen Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades voneinander?

Im vorigen Kapitel ist nachgewiesen worden, dass zwischen den intraspezifisch polyploiden Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades qualitative Unterschiede, die als auf der Chromosomenzahl beruhend anzusehen wären, nicht bestehen. Von anderen Pflanzengattungen, besonders wenn es sich um experimentell erzeugte intraspezifische Polyploidie handelt, wissen wir, dass die Unterschiede zumeist nur quantitativ sind. Gibt es solche Unterschiede auch bei den Galieen?

Als ich zuerst die intraspezifische Polyploidie der Galieen an dem *Galium Mollugo*-Material des Bergianischen Gartens entdeckte (in dem Garten befinden

sich nebeneinander eine Parzelle mit *2M*, eine mit *4M* und eine mit *6M*), glaubte ich, dass eine Beziehung zwischen dem Durchmesser der Blütenkrone und der Fruchtgrösse einerseits und der Chromosomenzahl andererseits bestände, in der Weise, dass *2M* kleine Blüten und Früchte, *4M* intermediäre und *6M* grosse hätte. Inbezug auf andere Eigenschaften war ein Unterschied nicht nachzuweisen. Bald zeigte sich indessen, dass auch Abweichungen von den genannten Grössenverhältnissen vorkamen. Die Vermutung lag da nahe, dass jede der drei Formen *2M*, *4M* und *6M* eine Variation der quantitativen Eigenschaften aufweise, dass aber die drei Variationskurven transgressiv wären. Um dies zu untersuchen, wurden bei mehreren Typen von *Galium Mollugo* der Durchmesser der Blütenkronen und das 100-Samengewicht bestimmt. Die Resultate zeigen die Kurven in Fig. 43.

Zur Bestimmung der Kronengrösse wurde eine sehr einfache Methode verwendet, die natürlich mit einigen Fehlerquellen behaftet ist. Bei den Galieen, vor allem *Galium Mollugo* und *Galium lucidum*, ist die Kronengrösse eine sehr variable Eigenschaft. Wächst ein Individuum im Schatten, so zeigen die Blütenkronen eine geringere Grösse. Die an dem Individuum zuerst entfalteten Blütenstände haben fast regelmässig grössere Kronen als die später sich entfaltenden. Werden die Pflanzen gekappt, so werden die Blüten an den neuen Trieben stets etwas grösser. Diese variierende Kronengrösse ist nicht von variierender Fruchtknoten- und Pollengrösse begleitet, wie vergleichende Studien gezeigt haben. Die von mir studierten Typen wuchsen sämtlich nahe beieinander und waren frei exponiert. Wenn eine Kronenprobe genommen wurde, wurden sorgfältig die zuerst blühenden Zweige vermieden. Keine Blüten wurden von gekappten Pflanzen entnommen. Aus normalen Blütenständen wurden zur Messung 10 Stück Blüten von für den fraglichen Blütenstand charakteristischer Blütengrösse herausgelesen. Diese Auslese kann nicht als ein fehlerhaftes Verfahren bezeichnet werden, da die abweichenden Blüten, kleinere im Innern des Blütenstandes oder grössere (in der Regel dann mit einer grösseren Anzahl Blumenblätter), selten sind. Es ist demnach leicht, sofort die »normalen» Blüten herauszulesen.

Aus den Kurven geht hervor, dass ein nachweisbarer Zusammenhang zwischen der Grösse von Blütenkrone und Frucht und der Chromosomenzahl nicht vorhanden ist. Bei *6M* ist doch eine Tendenz zu vermehrter Grösse von Kronen und Samen wahrzunehmen.

An anderer Stelle ist in dieser Arbeit gezeigt worden, dass, wenn in einem und demselben Pollenfach Pollenkörner verschiedenen Polyploiditätsgrades vorliegen, die letzteren verschiedene Anzahlen von Exinerippen aufweisen, also Verhältnisse, die mit denen bei *Epilobium* (MICHAELIS 1926) übereinstimmen. Aus den von mir gelieferten Angaben scheint hervorzugehen, dass mit Chromosomenverdoppelung eine Steigerung der Rippenzahl um etwa zwei Rippen verbunden ist. Um zu sehen, ob die Rippenzahl bei höher polyploiden Typen eine ähnliche Zunahme, verglichen mit den niedriger polyploiden aufweist, wurde die Rippenzahl für eine Anzahl Typen *2M*, *4M*, *6M*, *2V* und *4V* bestimmt. Die Resultate sind aus den Kurven in Fig. 44 ersichtlich. Für *Galium Mollugo*

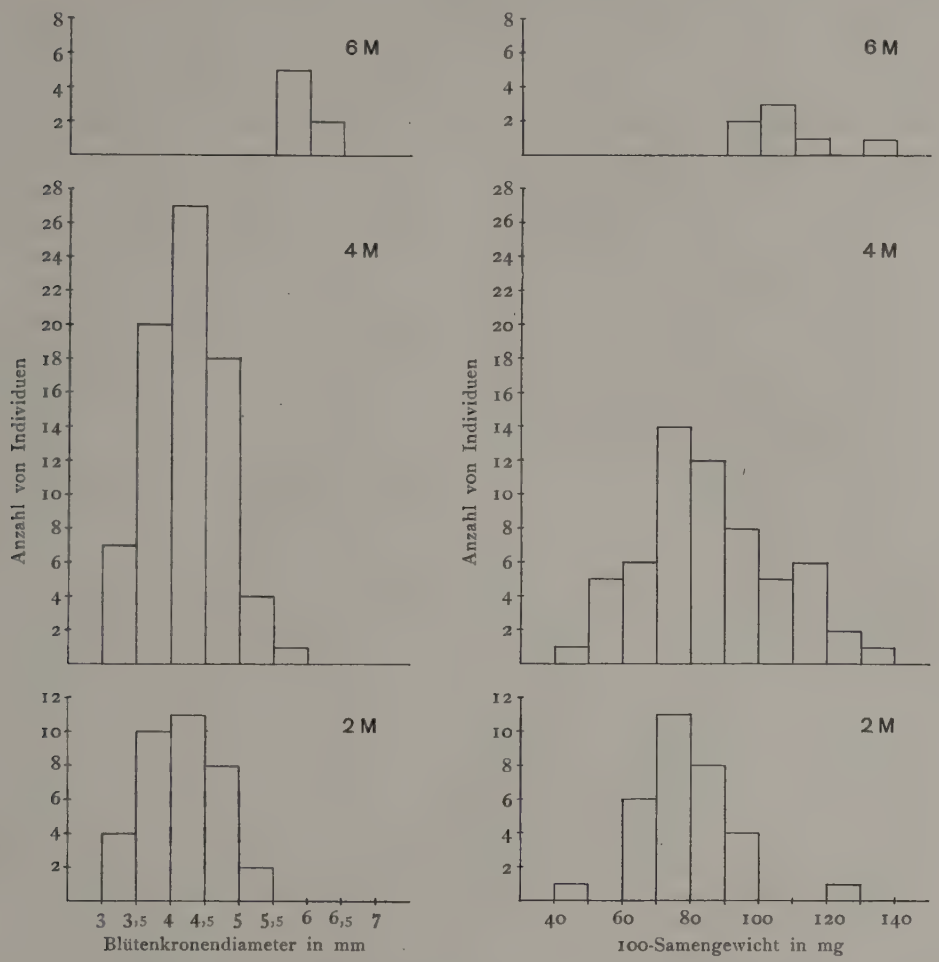


Fig. 43. Diagramm über Blütengrösse (a) und 100-Samengewicht (b) bei *Galium 2-*, *4-* und *6-Mollugo*.

zeigt sich da, dass ein Maximum bei 7 Rippen sowohl für *2M* wie für *4M* erhalten wird. Die *4M* repräsentierende Kurve zeigt eine unbedeutend grössere Streuung wie die *2M*-Kurve. Für *2V* liegt das Maximum bei 6 Rippen, für *4V* bei 7 Rippen. *4V* zeigt grössere Streuung als *2V*. Die Resultate ergeben also von *6-M* abgesehen, keine Zunahme der Rippenzahl, wenn die Chromosomenzahl des Sporophyten verdoppelt ist, für *Galium Mollugo* und nur eine Zunahme um eine Rippe für *G. verum*. Als mögliche Erklärung dieser eigentümlichen Verhältnisse liesse sich denken, dass die Anzahl der Rippen durch die Relation zwischen der Chromosomenzahl im somatischen Gewebe des Sporangiums und der Chromosomenzahl der Pollenkörner bestimmt wäre. Dies könnte darauf beruhen, dass die Breite der Exinerippen durch die Chromosomenzahl des Sporophyten und die Grösse der Pollenkörner durch die Chromosomenzahl des be-

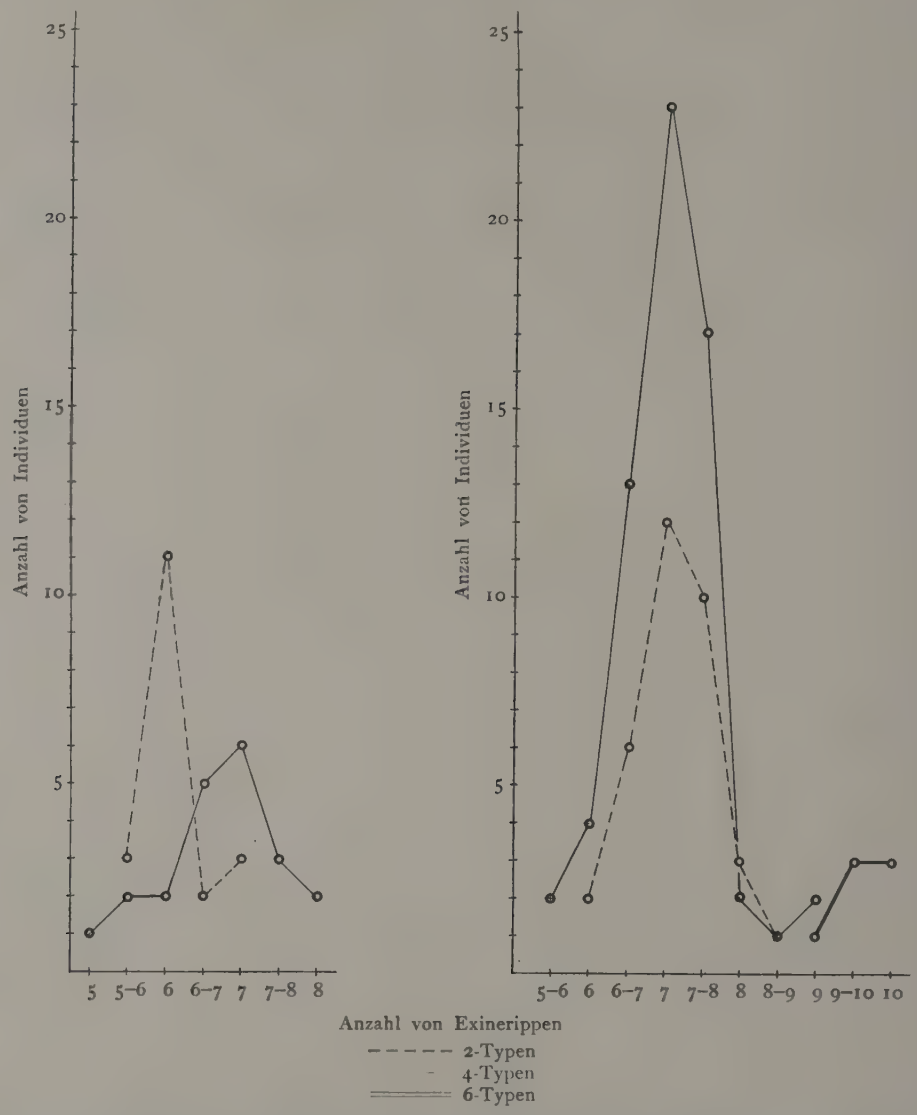


Fig. 44. Diagramm über die Exinerippenanzahl bei den meisten Pollenkörnern bei *Galium 2-* und *4-verum* (a) und bei *G. 2-, 4-* und *6-Mollugo* (b).

treffenden Korns bestimmt ist. Es sollten dann also die Rippen breiter bei dem tetraploiden als bei dem diploiden Typ sein. Dieser Gedankengang verträgt sich jedoch nicht mit der üblichen Ansicht, dass die Eigenschaften der Pollenkörner vollständig durch den Haplonten und nicht durch den Sporophyten bestimmt werden, und auch nicht mit gewissen Tatsachen. Die Breite der Exinerippen ist nicht grösser bei den Tetraploiden als bei den entsprechenden Diploiden. Die Grösse der Pollenkörner scheint auch nicht zuzunehmen. Bei den Galieen

steht offenbar die Anzahl der Exinestrukturen in Korrelation zu der Chromosomenzahl nur dann, wenn die Pollengrösse in Korrelation zu derselben steht.

Es wurde bereits oben angedeutet, dass die Pollenkorngrösse nicht in Beziehung zum Polyploiditätsgrade des Sporophyten bei den Galieen steht. Die Untersuchung geschah hier in der Weise, dass unter demselben Deckglas reife Staubbeutel von den zu untersuchenden Typen (hauptsächlich *Galium Mollugo*, einige *Galium verum*) nahe einander zerdrückt wurden, so dass ihre Pollenmassen miteinander in Berührung kamen. Man kann dann leicht ohne Vornahme exakter Messungen eine Vorstellung von den Grössenverhältnissen erhalten. Als Testobjekte wurden einige dazu geeignete Typen verwendet. Es hat sich hierbei gezeigt, dass es zwar tetraploide Typen mit grösserem Pollen als die diploiden gibt, dass aber das Gegenteil ebenso gewöhnlich ist. Die hexaploiden Typen scheinen jedoch durchgehends grössere Pollen als die tetraploiden zu haben, die Grösse der ersteren wird indessen von einem Stamm *Galium 2-Mollugo* übertroffen, der den grössten Pollen aufweist, den ich je bei *Galium Mollugo* beobachtet habe. Zu einer tabellarischen Übersicht über die Resultate bedarf es jedoch noch weiterer Studien.

Ein erster Blick auf die nach dem obigen Verfahren hergestellten Vergleichspräparate, bei denen zwischen den Pollenkörnern des diploiden Typs unreduzierte Pollenkörner liegen, lässt erkennen, dass die letzteren bedeutend grösser sind als diploide Pollenkörner, die von 4-Typen herstammen, auch wenn diese letztgenannten verhältnismässig grobkörnigen Pollen haben.

Was die Höhe der Pflanzen und die Dicke der Stämme betrifft, so ist bei *Galium Mollugo* kein Unterschied zwischen den Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades nachzuweisen. Für *Galium Mollugo* gilt hier dasselbe wie für *Asperula glauca* (Fig. 45), nämlich dass es von diploiden Formen wohl relativ kleine Typen gibt, aber auch Typen, die grösser sind als die Tetraploiden. Die meisten Typen von diploiden, tetraploiden und hexaploiden Formen weisen jedoch die gleiche Höhe und Stammdicke auf. Bei *Galium verum* sind, mit Ausnahme von Typen, die einem einzigen *praecox*-Stamm angehören, die diploiden Typen bedeutend grösser und kräftiger als die tetraploiden. Da, wie später gezeigt werden wird, hier diploide und tetraploide Formen ganz verschiedenen Milieus angepasst sind, lassen sich diese beiden Formen kaum miteinander vergleichen.

Vergleichende Studien über die Blattgrösse anzustellen, stösst auf Schwierigkeiten, weil die Form der Blätter von Typ zu Typ recht stark variiert. Ich habe jedoch nie den Eindruck erhalten, dass höheren Chromosomenzahlen grössere Blätter entsprechen. Bei *Galium verum* sind die meisten diploiden Typen dadurch ausgezeichnet, dass die Blätter bedeutend länger und breiter sind als die bei den entsprechenden tetraploiden. Die relative Breite der Blätter ist jedoch kleiner als bei den tetraploiden. Eine geringe Anzahl Stichproben wurden zur Bestimmung der Grösse der Epidermiszellen der Blattunterseite entnommen. Sie haben als Resultat ergeben, dass keine Korrelation zwischen Zellgrösse und Chromosomenzahl besteht.

Eine Eigenschaft bei *Galium verum,* bezüglich deren es schwer zu entscheiden ist, ob man sie zu den qualitativen oder zu den quantitativen Eigenschaften zu

rechnen hat, ist der Duft der Blüten. Von den tetraploiden Formen besitzen die meisten einen ausgesprochenen *verum*-Duft. Ausnahmen in Form von duftlosen tetraploiden *verum*-Typen sind bei Barakkene auf Seeland, Dänemark und bei Söderby, Ksp. Össeby-Garn, Län Stockholm angetroffen worden. Aus der Mongolei besitze ich ferner ein tetraploides *Galium verum*, dass einen ganz abweichenden, stark an Bittermandel erinnernden Duft hat. Von den diploiden Formen sind dagegen nicht wenige duftlos, die meisten weisen einen schwachen *verum*-Duft, einige wenige stark ausgeprägten *verum*-Duft und eine geringe Anzahl einen mehr oder weniger scharfen Geruch auf, der mit dem von *verum* nicht identisch ist.

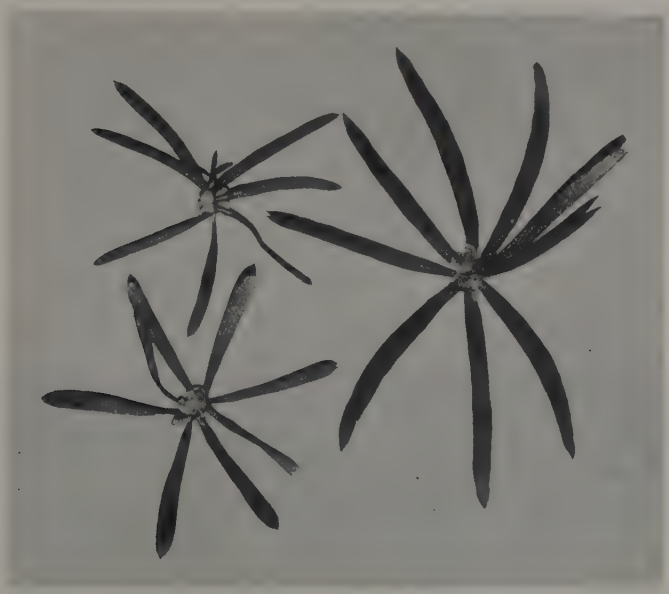
In Kap. II ist nachgewiesen worden, dass bei *Eugalium* eine bestimmte Korrelation zwischen Chromosomengrösse und Polyploiditätsgrad vorhanden ist.

Fig. 45. Habitusbilder einiger *Asperula glauca*-Typen. a—b zwei verschiedene *2-glauca*, c *4-glauca*. — INGMAR FRÖMAN foto.

Die Chromosomengrösse ist annähernd umgekehrt proportional dem Polyploiditätsgrade.

Aus dem in diesem Kapitel Angeführten geht hervor, dass, wenn wir von der Chromosomengrösse absehen, in keinem einzigen Falle mit Sicherheit hat nachgewiesen werden können, dass eine Korrelation zwischen Polyploiditätsgrad und quantitativen Eigenschaften bei *Eugalium* besteht.

Eine markante Ausnahme von dieser Regel bildet doch das oben erwähnte *Galium 8-laevigatum*. Es ist dies ein ausgesprochener Gigastyp. Leider habe ich kein so grosses *8-laevigatum*-Material von demselben Stamm wie *8-laevigatum*, das über ein Jahr alt ist, weshalb ein Vergleich der ersteren Form mit einer grösseren Anzahl Exemplare der letzteren nicht möglich gewesen ist, wie das am wünschenswertesten gewesen wäre. Ich habe mich daher darauf beschränkt, *8-laevigatum* mit den grössten Exemplaren von *4-laevigatum*, die ich in meinen



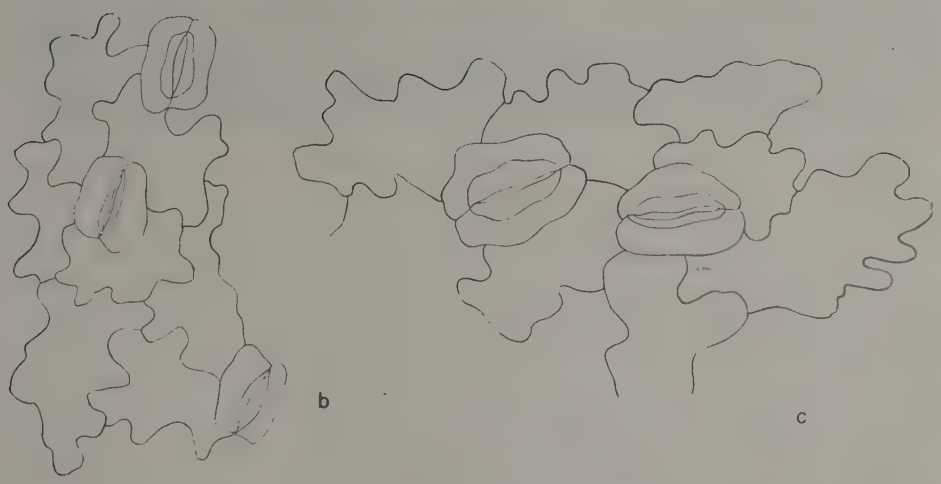


Fig. 46. *Galium 8-laevigatum* und seine tetraploiden Geschwisterpflanzen. a korrespondierende Blattwirtel von tetraploidem (links) und von octoploidem (rechts) *Galium laevigatum*. — IFA foto, b Epidermiszellen der Blattunterseite bei tetraploidem *Galium laevigatum*, c d:o bei octoploidem *Galium laevigatum*.

Kulturen besitze, zu vergleichen. Es zeigte sich da, dass bei *8-laevigatum* eine ganze Reihe Eigenschaften in hohem Grade quantitativ verstärkt vorhanden sind (Fig. 46—47). Die Höhe des Stammes war nicht grösser, sondern im Gegenteil etwas geringer. Die Dicke des Stammes war dagegen äusserst stark vermehrt. Ferner waren die Blätter beträchtlich länger und breiter, steifer und von gröberer Konsistenz, tiefer grün und mit grösseren Sägezähnen versehen. Die Epidermis-

zellen der Blattunterseite wie auch der Blütenkronen und — was vielleicht am markantesten war — die Spaltöffnungen waren bedeutend grösser bei *8-laevigatum* als bei den grössten *4-laevigatum*. Auch die Grösse der Blütenkronen und der jungen Fruchtknoten war bei der ersteren Form beträchtlich gesteigert. Wie auf S. 313 angeführt worden ist, hatte *8-laevigatum* sehr ungleichmässige und mit starker Letalität verbundene Pollenbildung, auch der Fruchtansatz ist sehr gering. Aus diesen Gründen hat ein Vergleich zwischen Pollengrösse, Exinestruktur und Samengrösse nicht angestellt werden können. Die Pollenmutterzellen sind jedoch bedeutend grösser bei *8-* als bei *4-laevigatum*.

Bei *Galium 8-laevigatum* ist die Chromosomengrösse nicht geringer als bei tetraploiden Eugalien.

Fig. 47. Blütenkronen von tetraploidem (a) und octoploidem (b) *Galium laevigatum*. — IFA foto.

Bei einigen anderen Galieen mit intraspezifischer Polyploidie, von denen kein grosses Material hat untersucht werden können, macht sich deutlich eine Korrelation zwischen Chromosomenzahl und quantitativen Eigenschaften bemerkbar. Zu diesen Arten gehört in erster Linie *Galium palustre*. Dessen octoploide Form, sowohl v. *elongatum* (Typ mit 6 Blättern im Quirl) wie v. *aparinoides* (Typ mit, wei bei *2-palustre*, 4 Blättern im Quirl), erweist sich als eine ausgeprägte Gigasform. Der Unterschied in der Chromosomenzahl ist ja auch gross. Rechnet man *G. Vaillantii* und *G. aparine* zu derselben Art, so ist auch hier die Korrelation deutlich. Im Gegensatz hierzu zeigen die *6A* und *8A* keine quantitativen Verschiedenheiten, wenn sie nebeneinander unter denselben Bedingungen kultiviert werden, wobei keine derselben Zeichen schlechten Gedeihens aufweist. Hierin liegt nichts, was der Korrelationswirkung wiederspricht, die Wirkung ist natürlich geringer, wenn die Zahl von za. 22 auf za. 66, als wenn sie von za. 66 auf za. 88 erhöht wird.

2M wird bedeutend seltener als *4M* angetroffen. In Schweden habe ich *2M* nie in wildem Zustande beobachtet. Um diese Pflanze wild zu finden, habe

ich bis nach dem südlichen Mitteleuropa gehen müssen. *2M* ist spontan wachsend an folgenden Orten angetroffen worden: Predeal in den Karpathen, Zagreb, Belgrad, Stanimaka und Niš im Balkangebiet und nicht weit ausserhalb desselben Villach in Österreich und Halmei in Rumänien. *4M* ist innerhalb des Balkangebiets an folgenden Lokalitäten gefunden worden: Bled, Zagreb, Ljubljana, Sarajevo, Ivan Planina, Kujazewo, Stanimaka, Gabrovo, Bachkowo, Varna und nicht weit ausserhalb des Balkangebiets bei Halmei, Cluj, Villach; dann weiter nordwärts in Mittel- und Nordeuropa an verschiedenen Orten. Die Verbreitung von *2M* und *4M* ist aus der Karte b Fig. 48 ersichtlich.

Für *2V* ist die Fundortliste folgende: Mukačevo, Halmei, Lawochne, Bachkowo, Stanimaka, Kujazewo, Niš, Zagreb, Belgrad. Das Aufziehen von Pflanzen angeblich spontanen Ursprungs deutet darauf, dass *2V* auch in Baku, Alatan, Razakstan vorkommt sowie an mindestens drei verschiedenen (südlichen?) Lokalitäten in USSR oder Turkestan. *4V* ist angetroffen worden in Mittel- und Nordeuropa an verschiedenen Orten, in der Mongolei (aus Samen spontanen Ursprungs kultiviert) sowie an drei Lokalitäten im Balkangebiet, Zagreb, Sarajevo und Ivan Planina. Über die Verbreitung von *2V* und *4V* gibt die Karte a Fig. 48 Auskunft.

Nur von *Galium Mollugo* und *G. verum* sind so viele Individuen studiert worden, dass es möglich ist, mit einiger Sicherheit etwas über ihre geographische Verbreitung auszusagen. Aus den Karten und den obigen Angaben geht deutlich hervor, dass diese 4-Typen eine bedeutend grössere geographische Verbreitung als die 2-Typen besitzen, dass sie wenigstens beträchtlich weiter nordwärts gehen als die 2-Typen, sowie dass ihr Vorkommen bedeutend gewöhnlicher ist. Für *Galium Mollugo* ist es ferner klar, dass innerhalb des Verbreitungsgebiets von *2M* auch *4M* reichlich repräsentiert ist. Ähnliches lässt sich nicht mit demselben Recht von *Galium verum* sagen; hier sieht es mehr aus, als wenn die Verbreitungsgebiete von *2V* und *4V* geschieden wären, doch deutet der Keil mit *4V*, der nach Dalmatien heruntergeht, repräsentiert durch die Typen von Zagreb, Sarajevo und Ivan Planina, darauf hin, dass *4V* auch im Verbreitungsgebiet von *2V* gedeihen kann. Zu beachten ist, dass Sarajevo und Ivan Planina verhältnismässig hoch über dem Meere gelegene Lokalitäten sind. Ferner ist zu bemerken, dass *Galium verum* innerhalb des Balkangebiets eine seltene Pflanze ist. Dass der Balkan ein für *2M* und *4M* gemeinsames Gebiet darstellt ist sicher, ob noch südlicher nur *2M* vorkommt, kann erst entschieden werden, wenn Material aus noch südlicheren Regionen studiert worden ist.

Auch die übrigen Galieenarten mit intraspezifischer Polyploidie weisen Zeichen davon auf, dass die Typen niedrigeren Polyploiditätsgrades eine südlichere Verbreitung als die höher polyploiden. Hierfür spricht, dass *Asperula 2-glauca* von Niš und von Cettinje diploid sind, und dass *Galium 2-parisiense* und *G. 2-setaceum* von Kreta herstammen, während die auf dem griechischen Festland angetroffenen Pflanzen hexaploid bzw. tetraploid sind. Die untersuchten tetraploiden Typen von *G. parisiense* stammen von in botanischen Gärten kultivierten Typen her. Für *G. lucidum* und *G. flavicans* lässt sich ein Unterschied in der Verbreitung für die 2- und 4-Typen nicht nachweisen. Für *G. aparine* coll. scheinen

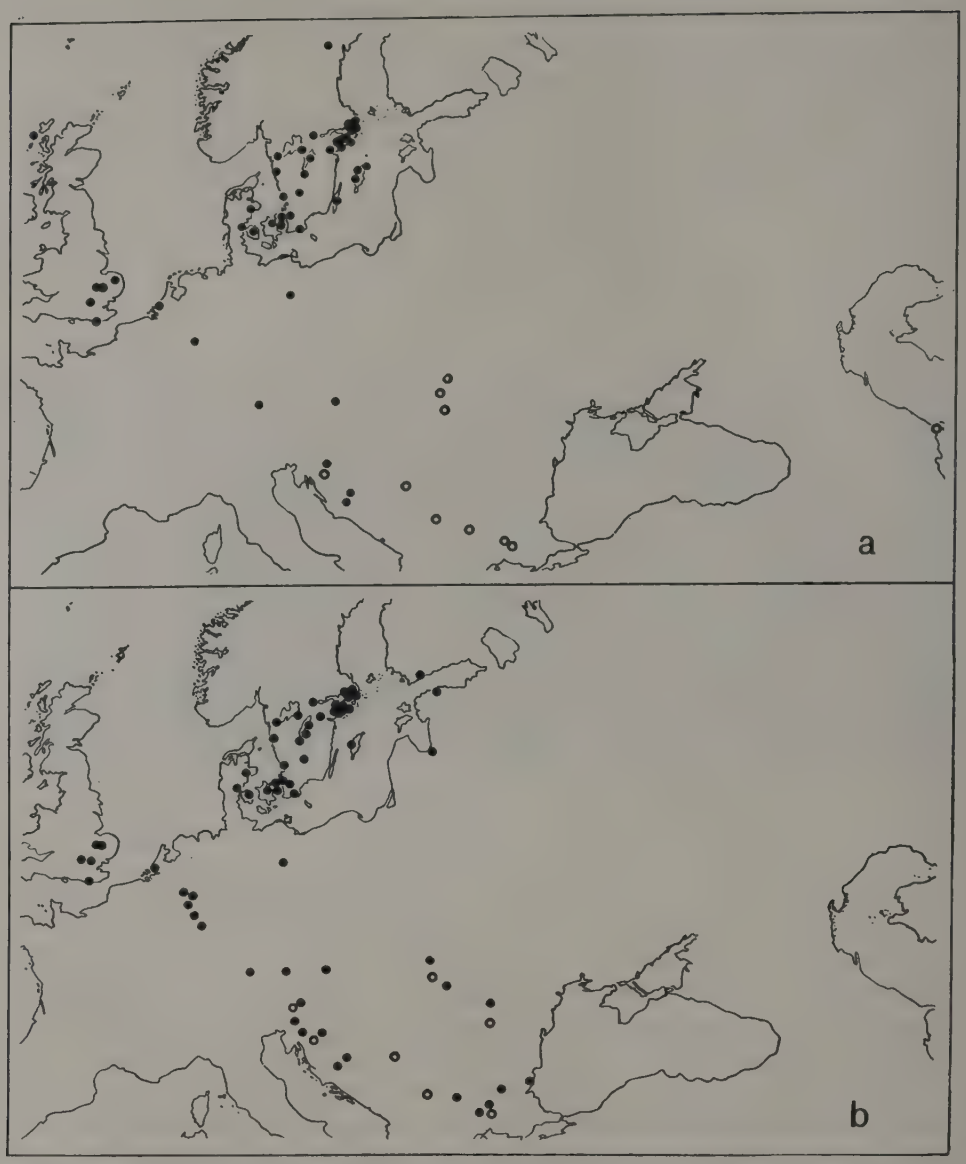


Fig. 48. Die geographische Verbreitung der *Galium 2-* und *4-verum* (a) und *G. 2- und 4-Mollugo* (b). (Punkt = Fundort eines tetraploiden Typs, Ring = Fundort eines diploiden Typs).

die diploiden und die hexaploiden Typen eine ähnliche Verbreitung zu haben, die angetroffene octoploide Form stammt von Ragusa her. Für *Galium palustre* (nach meiner Bezeichnung *2-palustre*) und *G. elongatum* (nach mir *8-palustre*) gab CHITI (1909) verschiedene geographische Verbreitung an. Ersteres soll ein weit nordwärts gehender Typ, letzteres einer mit mehr östlicher Verbreitung sein. CHITIs Ansicht bezüglich der Verbreitung ist offenbar irrig. *8-palustre* wird ja

zum mindesten in Mittelschweden angetroffen. Zurzeit liegen keine Befunde vor, die auf verschieden nördliche Verbreitung für *2-* und für *8-palustre* deuten. Durch Vergleichung verschiedener Arten einer und derselben Galieengattung inbezug auf Polyploidie und Chromosomenzahl glaubt HOMEYER (1935) eine Korrelation zwischen dem Grade nördlicher Verbreitung und Chromosomenzahl nachgewiesen zu haben. Ich bezweifle keineswegs die Richtigkeit der Schlussfolgerungen HOMEYERS, die Prämissen aber, die ihnen zugrunde liegen, sind äusserst schwach. Bei Gattungen wie denen der Galieen ist grosse Vorsicht geboten. Wenn HOMEYER — um ein Beispiel anzuführen — die Verbreitung von *Asperula taurina* und *Asperula odorata* vergleicht und die grössere Verbreitung der letzteren Art darauf zurückführt, dass sie tetraploid ist, so liegt in dieser Annahme eine grosse Fehlerquelle. Es kann nicht als festgestellt angesehen werden, dass *Asperula taurina* nur diploid vorkommt, und ebensowenig, dass *Asperula odorata* nur tetraploid ist.

Noch vor kurzem glaubte ich (FAGERLIND 1936 a), den Nachweis geliefert zu haben, dass die Zunahme der Chromosomenzahl auf Entwicklungszeit und Blütezeit bei *Galium* einwirkt. Die von WETTSTEIN (1900) und CHITI (1909) nachgewiesene Saisondimorphie bei *Galium* wollte ich mit Hilfe der Polyploidie erklären; die Ästivalformen sollten von niedrigem, die Autumnalformen von hohem Polyploiditätsgrad sein. Diese Hypothese ist indessen kräftig durch die Entdeckung mehrerer diploider *Galium verum*-Typen, die nicht *praecox*-Formen sind, erschüttert worden. Den anderen typischen Fall von Saisondimorphie innerhalb der *Galium*-Gattung stellt *G. palustre* + *elongatum* dar (letzterer Typ ist eine ausgeprägt spätblühende, grobwüchsige *palustre*-Form). Hier habe ich noch keine Ausnahme von der Regel angetroffen, dass *palustre* diploid und *elongatum* (+ *aparinoides*) octoploid ist. Bei *Galium Mollugo* und *Asperula glauca* kann kaum ein Zusammenhang zwischen Blütezeit und Polyploiditätsgrad nachgewiesen werden. Ein diploider Typ und die hexaploiden Typen sind bei *G. Mollugo* diejenigen, die zuerst aufblühen. Bei *Asperula glauca* sieht es aus, als wenn nicht die Blüte, wohl aber die Fruchtreife früher bei den diploiden als bei den tetraploiden Typen einträte, das studierte Material ist aber zu klein, als dass Schlüsse daraus gezogen werden könnten.

Für *Galium Mollugo* können keine verschiedenen Ansprüche inbezug auf Substrat oder Milieu für die Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades, mit Ausnahme verschiedener geographischer Breite (siehe oben), nachgewiesen werden. *2M* und *4M* können sogar innerhalb eines und desselben Bestandes angetroffen werden, wie ich das einmal in der Nähe von Villach in Österreich konstatiert habe. *Galium 2V* und *4V* stellen dagegen ganz verschiedene Forderungen an den Standort. *4V* wächst hier in Schweden auf trockneren Abhängen, Grabenrändern und Eisenbahndämmen. Die von mir im Balkangebiet angetroffenen *4V* wuchsen auf ähnlichen Standorten, der Typ von Ivan Planina und Zagreb auf

Eisenbahndämmen, der Typ von Sarajevo auf einem trockenen Friedhof im Zentrum der Stadt. *2V* ist dagegen mehr als eine Wiesenpflanze zu bezeichnen. Ich bin der Ansicht, dass dieser Unterschied wirklich von Bedeutung ist; bei einem Studium umfangreicheren Materials werden sich wohl Ausnahmen antreffen lassen, da aber das Material schon jetzt recht gross ist, darf man vermuten, dass der Unterschied wirklich für *2V* und *4V* charakteristisch ist. Diese Verschiedenheit des Anspruchs erhellt auch mit grosser Deutlichkeit aus den Kulturversuchen, die ich im Bergianischen Garten angestellt habe. Auf meinem Versuchsfeld daselbst, das durch einen Lehm von nicht unbedeutendem Härtegrad gekennzeichnet ist, gedeihen und blühen sämtliche *2V*-Typen vortrefflich. *4V* dagegen bringt es nur zu schwach entwickelten Pflanzen, die selten einige verkümmerte Blütenstände auszubilden vermag. Diese *4V* zeigen eine starke Tendenz, bald abzusterben. Dies gilt sowohl von schwedischen Typen (verschiedenen Ökotypen) wie von *4V* vom Balkan. Die einzige Ausnahme bildet ein *4V* aus der Mongolei, sie gedeiht vortrefflich auf dem Versuchsfeld und blüht reichlich. In der systematischen Abteilung des Bergianischen Gartens, wo der Lehm nicht so hart ist, gedeihen *4V*-Typen gut. In Zusammenhang mit dem verschiedenen Anspruch steht es vielleicht, dass *Galium 2V* und *4V* sich zu ganz verschiedenen Ökotypen herausdifferenziert zu haben scheinen. Die bei *Galium 4V* nicht ungewöhnlichen Strand- und Alvar-Ökotypen haben keine Entsprechung bei *2V*, wo Schatten- und Wiesen-Ökotypen gewöhnlicher sind.

Von *Galium palustre + elongatum* ist nur ein verhältnismässig kleines Material untersucht worden. Aus diesem geht jedoch hervor, dass auch hier ein Unterschied bezüglich der ökologischen Ansprüche vorhanden ist. *Galium 2-palustre* wird an feuchten Stellen, in Gräben, an Röhrichtufern angetroffen, während *8-palustre* direkt im Wasser wächst. Eine vorzügliche Gelegenheit, die verschiedenen ökologischen Ansprüche von *2-* und *8-palustre* zu studieren, bot sich mir in den Jahren 1933—1936, während der späteren Stadien der Entwässerung des Binnensees Mörbysjön im Landbezirk Trosa. 1933 zeigte der See offenes Wasser in der Mitte, umgeben von einem im Wasser stehenden umfangreichen Gürtel von Schilfrohr, *Carex*-Arten usw. Der *Carex*-Gürtel beherbergte *8-palustre* (*palustre f. elongatum*) in reichlicher Menge. Auf festerem Boden fanden sich unter anderem *2-palustre* (konstatiert durch Keimung einer Samenmasse, für die von jedem Individuum nur ein Same genommen worden war) und *Galium trifidum*. Im Laufe der darauffolgenden Jahre ist der See so gut wie vollständig entwässert worden, die Bodenfeuchtigkeit ist jedoch hinreichend, um reichliche Mengen von *2-palustre* und vereinzelte *Galium trifidum* gedeihen zu lassen. *8-palustre* scheint dagegen ganz verschwunden oder jedenfalls auf so wenige Individuen reduziert worden zu sein, dass es nicht hat angetroffen werden können. Es ist hieraus ersichtlich, dass jedenfalls die zur Vegetation des Mörbysjön gehörigen Typen von *8-palustre* ganz andere ökologische Ansprüche stellen als die von *2-palustre*.

Betrachtet man *Galium Vaillantii*, dessen Form *spurium* und *Galium aparine* als ein und derselben Art zugehörig, so ist die Verschiedenheit der Ansprüche an das Substrat hier augenfällig. *Galium Vaillantii* kommt ja ausschliesslich

auf Äckern und Kulturland vor, während *G. aparine* auch auf mehr »natürlichen» Standorten, so z. B. oft in Ufergebüsch, vorkommt. Eine vorzugsweise auf den Schären vorkommende Form von *aparine* ist das sog. *G. taeniarum*. Die Chromosomenzahl der Form ist jedoch unbekannt.

Die Winterbeständigkeit kann bei den Galieen möglicherweise mit der Polyploidie in Zusammenhang gebracht werden. Die von mir unter gleichartigen Umständen 1935 aufgezogenen Pflanzen wurden alle gleichzeitig im Bergianischen Garten ausgepflanzt. Während des Winters 1935—1936 starb ein grosser Teil davon ab. Von *Galium aureum* und *G. Kitaibelianum* gingen sämtliche Individuen ein. Die verschiedene Winterbeständigkeit nicht über ein Jahr alter Pflanzen von *Galium Mollugo, verum, flavicans* und *lucidum* mit verschiedenen Chromosomenzahlen erhellt aus Tabelle XII.

Tabelle XII.

Die Winterbeständigkeit bei verschiedenen **Galium**-*Typen während 1935—1936.*

Typ	Anzahl überlebender Pflanzen	Anzahl abgestorbener Pflanzen	Letalität in %, za.
2M	33	20	38
4M	45	3	6
2V	31	10	24
4V	22	4	15
2L	5	6	55
4L	6	0	0
2F	6	12	67
4F	5	1	17

In Tabelle XII zeigt es sich ja deutlich, dass die 2-Typen erheblich weniger winterbeständig sind als die 4-Typen. Indessen kann dies darauf beruhen, dass die 2-Typen in der Regel aus südlicheren Ländern herstammen als die 4-Typen, so dass also nicht die verschiedene Polyploidie die Ursache wäre. Die Typen von *lucidum* und *flavicans* stammen sämtlich aus südlicheren Ländern, obwohl von verschiedenen Lokalen. Das Material ist geringen Umfangs, doch deutet es darauf, dass die Polyploidie von Einfluss auf die Winterbeständigkeit ist. Das wahrscheinlichste dürfte wohl sein, dass die Verschiedenheit bezüglich der Winterbeständigkeit sowohl durch die verschiedene Herkunft wie durch die verschiedene Polyploidie bedingt ist.

KAPITEL XI.

Vorläufige genetische Resultate bei Kreuzung von *Galium 4-verum* mit *Galium 4-Mollugo.*

In meiner vorläufigen Mitteilung 1934 gab ich der Vermutung Ausdruck, dass der Bastard *Galium 4-verum* × *4-Mollugo* in der Nachkommenschaft keine Spaltung der durch die interspezifische Zusammenwirkung entstandenen Eigenschaften aufweisen würde. Im Gegensatz hierzu teilt HOMEYER (1935) mit, dass eine Spaltung erfolgt. Bei Selbstbestäubung von spontan wachsend angetroffenem *Galium 4-Mollugo* × *4-verum*, bezeichnet als Generation F_x, erhielt HOMEYER die Generation F_{x+1}, bestehend aus za. 250 Individuen. »Der Gesamteindruck, den das Beet der F_{x+1}-Pflanze machte, war dem der Samenpflanze der F_x-Generation gleich.» Bei Detailanalyse zeigte es sich, dass in der Blattform Unterschiede vorhanden waren. Eine variable Klasse schloss sich in der Blattform an die F_x-Pflanze an, eine aus zwei Individuen bestehende Klasse wies *Mollugo*-ähnliche Blätter auf, eine dritte Klasse von za. 20 Individuen hatte *verum*-ähnliche Blätter. Bei der Beschreibung der F_x-Pflanze teilt HOMEYER mit, dass sie in sämtlichen Fällen mehr *verum* als *Mollugo* ähnlich war, abgesehen von der Blütenfarbe, die heller als intermediär war. Meine Kreuzungsversuche haben indessen gezeigt, dass *Galium 2MV* in Blütenfarbe, Duft, Form des Blütenstandes und Blattform intermediär zwischen den Eltern ist. Von den *verum*-Eigenschaften zeigt *Galium 2MV* dagegen die herabgebogenen Blattränder und die Behaarung des Stammes in der Blütenstandregion. Von den *Mollugo*-Eigenschaften dominiert der im Querschnitt viereckige Stamm. HOMEYERS F_x ist demnach nicht *2MV*, sie kann ein Spaltungsprodukt von *2MV* sein, ist aber wohl eher eine Rückkreuzung oder ein Spaltungsprodukt aus einer solchen. HOMEYERS Resultat sagt demnach wenig über die Spaltung von *2MV* aus, und da die Blattform bei *Galium Mollugo* sehr variabel ist, braucht es sich bei den Blattformen von HOMEYERS F_x nicht um die Abspaltung von Eigenschaften zu handeln, die den verschiedenen Ursprungstypen angehören.

Trotzdem hat HOMEYER unbedingt recht, wenn er sagt, dass *2MV* spaltet. Noch ist es mir nicht gelungen, eine Nachkommenschaft von synthetisiertem *2MV* in einer grossen Anzahl Individuen aufzuziehen — ich verfüge bisher über za. 250 *2MV* F_2 und za. 100 *2MV* × *4M* sowie einige wenige *2MV* × *4V* — was teils darauf beruht, dass *2MV* schwer aus *4M* und *4V* zu erhalten ist, teils darauf, dass *2MV* im ersten Jahre nur schwach blüht. Von den aufgezogenen F_2-Individuen hat bislang nur ein kleiner Teil geblüht. Die Blatt- und Stammeigenschaften an jungen Pflanzen zu beurteilen, ist schwierig, wenn nicht unmöglich. Die Resultate, die hier schon in Tabellenform (Tabelle XIII) vorgelegt werden, sind daher dürftig, sie zeigen jedoch deutlich, dass *2MV* spaltet. Bei Kreuzung von *Galium 4V* mit *4M* und Rückkreuzung der Produkte erhält man Typen mit verschiedener Blütenfärbung. Fünf verschiedene Nuancen lassen sich leicht unterscheiden, die weisse *Mollugo*-Farbe (in Tabelle XIII bezeichnet als o),

Tabelle XIII.

Die Spaltung des tetraploiden **Galium Mollugo-verum-***Bastards.*

Eigenschaft	Kombinations Nr.	Spaltung				
		o-gelb	1/4-gelb	1/2-gelb	3/4-gelb	1-gelb
Farbe der Blütenkrone (betrifft nur neuaufgebrochene Blüten)	I	—	2	25	1	—
	II	—	1	19	3	—
	III	—	—	5	1	—
	I+II+III	—	3	49	5	—

Eigenschaft	Kombinations Nr.	Deutlicher Duft	Stark ausgeprägter Duft
Blüdenduft	I+III	32	2

Eigenschaft	Kombinations Nr.	Sehr schwach	Deutlich	Stark
Eingebogenheit des Blattrandes	I+III	4	28	2

Eigenschaft	Kombinations Nr.	Keine	Einzelne	Reichliche
Kraushaarfrequenz auf dem Stamme in der Infloreszenzenregion	I+III	1	2	31

Eigenschaft	Kombinations Nr.	
Die Form des Stammdurchschnitts bestimmt genau zwischen zwei Nodi.	I+III	Bei sämtlichen 34 Individuen viereckig

die gelbe *verum*-Farbe (Bezeichnung: 1 (= vollgelb)), eine intermediäre Farbe (1/2-gelb) sowie eine stärkere und eine schwächere Nuance (3/4- bzw. 1/4-gelb).

Die Bestimmung der Intensität der Blütenfarbe ist bei Verwendung des Code de Couleurs (KLINCKSIECK & VALETTE 1908) nicht schwer, aber nur ein bestimmtes Entwicklungsstadium darf studiert werden, da die Blüten im Laufe ihrer Entwicklung Schwankungen in der Färbung aufweisen. Mit zunehmendem Alter wird die Farbe der Blüten zunächst immer intensiver, hat sich dann die Blüte entfaltet, nimmt die Farbe mehr und mehr ab. Ich habe die Blütenfarbe in dem Stadium bestimmt, wo die Blüte sich eben entfaltet hat, d. h. im männlichen Stadium (siehe S. 363).

Studien über die Blattform sind gleichfalls angestellt worden, da aber die Blattform bei *Mollugo* variiert, ist das Resultat von geringerem Interesse. Betrachtet man die verschiedenen Nachkommenschaften von *2MV* × *2MV*, *2MV* × *4M* und *2MV* × *4V*, so findet man, dass die Variationen bei jeder derselben, was das Blattaussehen betrifft, nicht ineinander übergreifen.

Kreuzungsversuche sind auch mit einem im Bergianischen Garten angetroffenen, spontan gebildeten Bastard zwischen *Galium 4-verum* f. *ruthenicum* und *Galium 4-Mollugo* ausgeführt worden. Dass die Pflanze diese Konstitution hat, ist daraus zu schliessen, dass sie sich ganz wie ein *2MV* F_1 ausnimmt, dass sie aber wie *ruthenicum* Hakenborsten an den Fruchtknoten besitzt, sowie dass sie

einsam anf dem Grasstreifen, der in dem genannten Garten unter anderem die Partie umsäumt, wo Galieen kultiviert werden, und nahe dem *ruthenicum*-Individuum wuchs. Diese Pflanze wurde teils mit verschiedenen *4M*-Individuen, teils mit den in Grödinge und im Bergianischen Garten spontan wachsend gefundenen Bastarden zwischen *Galium Mollugo* und *G. verum* gekreuzt. Das Resultat in Form von Typen mit der *ruthenicum*-Eigenschaft, die sich ja offenbar als in F, dominant erwies, war: 42 mit Hakenborsten versehene Pflanzen und 38 Pflanzen ohne Hakenborsten. Von diesen Pflanzen sind einige miteinander gekreuzt worden. Nur wenige der resultierenden Pflanzen blühten 1936. Diese zeigten folgende Spaltungen:

Mit Hakenborsten versehener Typ × kahler Typ 35 mit Hakenborsten, 43 kahle.
Mit Hakenborsten versehener Typ × mit Hakenborsten versehener Typ 16 mit Hakenborsten, 6 kahle.

Aus den bisher gewonnenen Resultaten der genetischen Versuche ergibt sich, dass die *ruthenicum*-Eigenschaft eine starke Spaltung zeigt, während die anderen Eigenschaften eine weniger ausgeprägte Spaltung aufweisen. Dass nirgends eine Spaltung für die Form des Stammquerschnitts nachgewiesen worden ist, muss darauf beruhen, dass die Stammquerschnittform von *Mollugo* monoplex dominant ist. Die Ursache dafür, dass einige Eigenschaften in so geringem Grade Spaltung zeigen, ist in der intraspezifisch-tetraploiden Natur von *4M* und *4V* zu suchen. Die Frage wird weiter unten auf S. 411 behandelt werden.

Die starke Spaltung, die sich betreffs der *ruthenicum*-Eigenschaft kundgibt, ist so zu deuten, dass das *Galium ruthenicum* des Bergianischen Gartens nicht »intrarassisch» polyploid ist, sondern ein oder mehrere Genome enthält, die keinen Hakenborstfaktor enthalten, dass aber die Hakenborsteigenschaft dominant ist. Auf die Dominanz der Hakenborsteigenschaft deutet auch die Erhaltung dieses Faktors bei der Nachkommenschaft von $2M \times 2V_r$ und bei $2V \times 2V_r$ sowie bei der Kreuzung $4M \times 4V_r$. Wurde diese letztere Form mit Typen gekreuzt, die als frei von allen *ruthenicum*-Faktoren angesehen werden können, so wurde eine Kreuzungszahl erhalten, die sich 1 : 1 nähert. Dies erklärt sich am einfachsten daraus, dass der primäre Bastard die Zusammensetzung $MMVV_r$ hatte. Wenn es sich so verhält, kommt nur die Hälfte der obenerwähnten Nachkommenschaft den *ruthenicum*-Faktor zu besitzen. Wird dann ein mit Hakenborsten versehener Typ von dieser Nachkommenschaft mit einem kahlen Typ gekreuzt, so muss Spaltung 1 : 1 erhalten werden. Werden dagegen zwei hakenborsttragende Typen aus dieser Nachkommenschaft miteinander gekreuzt, so muss das Spaltungsverhältnis 3 : 1 sein. Die Resultate dieser Kreuzungen sprechen trotz des geringen Umfangs des Materials dafür, dass die Überlegung richtig ist. Es geht also hervor, dass der *ruthenicum*-Faktor bei tetraploider Form auch in monoplexem Zustand dominiert. Eine weitere Erörterung dieser Frage im Anschluss an die Spaltungsverhältnisse findet sich in Teil IV, Kap. IV.

Aus dem Obigen ergibt sich, dass *Galium verum* sich von *Galium ruthenicum* durch einen einzigen Faktor unterscheidet, der in einfachem oder dop-

peltem Satz bei den diploiden Typen, in einfachem, doppeltem, dreifachem oder vierfachem Satz bei den tetraploiden Typen vorhanden ist. Es scheint mir da nicht gerechtfertigt, von verschiedenen Arten zu sprechen. Bei den Galieen ist es nicht ungewöhnlich, dass von einer Art Typen mit kahlen und auch solche mit hakenborsttragenden Fruchtknoten vorkommen. Zu diesen gehören ausser-*Galium verum-ruthenicum* folgende *Galium*-Arten: *boreale*, *Vaillantii-spurium*, *verticillatum* und *trifidum*. Diese sind von verschiedenen Forschern bald als Arten, bald als Varietäten und Formen betrachtet worden. Auch diese hat man wohl nunmehr als blosse Rassen einer und derselben Art und nicht als verschiedene Arten anzusehen.

Welche Konstitution der *ruthenicum*-Typ des Bergianischen Gartens besitzt, kann ich noch nicht sagen. Denkbar wären die Konstitutionen VVVV_r, VVV_rV_r oder $VV_rV_rV_r$. Auch lässt sich nicht entscheiden, ob er durch Chromosomendoppelung aus einem Typ VV_r oder dadurch entstanden ist, dass ein Typ $4V_r$ mit einem $4V$ gekreuzt worden ist.

DRITTER TEIL.

Bestäubungsexperimentelle Studien.

KAPITEL I.

Selbststerilität, Kreuzungssterilität und Pseudofertilität bei den Rubiaceen.

Unter Selbststerilität bei Pflanzen verstand man ursprünglich die Erscheinung, dass bei einem Individuum, dessen Narbe mit Pollen von derselben Blüte oder auch von einer anderen Blüte desselben Individuums bestäubt worden war (Autogamie bzw. Geitonogamie), ein Resultat in Form von Samenbildung vollständig ausblieb. Die Erscheinung wurde bereits 1764 von KOELREUTER bei *Verbascum phoeniceum* beobachtet, und später haben eine ganze Reihe Forscher sie bei einer Menge Pflanzen verschiedener Familien festgestellt (Zusammenstellungen bei KNUTH 1898, EAST 1929 und BRIEGER 1930). Indessen ist der Begriff im Laufe der Erweiterung unserer Kenntnis der Selbststerilitätsverhältnisse dahin eingeschränkt worden, dass man mit Selbststerilität nunmehr das Ausbleiben des Effekts bei Selbstbestäubung unter physiologisch normalen Verhältnissen in völlig entfalteten, aber auch nicht zu alten Blüten bezeichnet. Man hat nämlich die Beobachtung gemacht, dass unter mehr oder minder abnormen Verhältnissen in ungeöffneten Knospen oder in soeben entfalteten Blüten zu Ende der Vegetationsperiode eine sonst selbststerile Pflanze sich als mehr oder minder selbstfertil erwies. Diese Erscheinung wird nunmehr nach dem Vorschlag von EAST und PARK (1917) als Pseudofertilität bezeichnet.

In Zusammenhang mit Gegenwart oder Abwesenheit der Selbststerilität sind blütenbiologische Verhältnisse, die Fremd- oder Selbstbestäubung ermöglich machen oder verhindern, von Interesse.

A. Einige Bemerkungen über die Blütenbiologie bei den Rubiaceen.

Bei den Rubiaceen liegen mehrere blütenbiologische Einrichtungen vor, welche Selbstbestäubung oder wenigstens Autogamie verhindern. Zu der ersteren Art gehört die Heterostylie, die in der Familie ausserordentlich verbreitet ist. Keine andere Familie weist so viele bekannte Fälle von Heterostylie auf wie die Rubiaceen. Ein Hindernis für Autogamie bildet die Protandrie, die wenigstens bei den Galieen gewöhnlich ist. Ein Beispiel bilden die wohlbekannten Verhältnisse bei *Phuopsis stylosa* (KERNER 1887—91), ein anderes liefern sämtliche

Galieen, die sog. radförmige, nicht mehr oder minder schalenförmige Blütenkrone haben. Bei diesen ist der Griffel kurz, und die Narben sind dicht gegeneinander gedrückt, wenn die Blüte sich eben entfaltet hat, die Staubgefässe stehen dann aufrecht, die Staubbeutel haben sich geöffnet. In diesem Stadium, dem männlichen, ist die Narbe nicht pollinierungsfähig. Bei Bestäubungsversuchen im männlichen Stadium hat es sich gezeigt, dass der Pollen nicht auf der Narbe haftet, sondern beim geringsten Schütteln vollständig abfällt. Wird in spätem männlichem Stadium bestäubt, so können vereinzelte Körner liegenbleiben, sie keimen dann, wenn die Blüte mehr und mehr beginnt, sich dem weiblichen Stadium ihrer Entwicklung zu nähern. Schon im Laufe des ersten Tages erreichen die Blüten das weibliche Stadium. Der Griffel ist dann lang, die Narben liegen nicht mehr in Kontakt miteinander, auf den Narben angebrachter Pollen bleibt liegen, die Staubbeutel sind geschrumpft, und infolge einer Beugungsbewegung, die von den Staubfäden ausgeführt wird, liegen die Staubbeutel nun einwärtsgebogen unter den Blumenblättern. Bei Pflanzen mit solchen Blütenmengen in einem und demselben Blütenstand wie bei *Galium* kann natürlich die Protandrie in keiner Weise Geitonogamie verhindern.

Eine andere Erscheinung bei den Rubiaceen, gewöhnlich bei gewissen Galieen, ist die, dass von derselben Art gewisse Individuen weiblich, andere männlich, wieder andere hermaphroditisch, oder dass so beschaffene Blüten an verschiedenen Individuen verschieden kombiniert sind. Einige dieser Fälle können ja Autogamie und einige sogar Geitonogamie verhindern. Wenn bei den Galieen bisweilen rein weibliche oder rein männliche Individuen angetroffen werden, so handelt es sich wohl in der Regel um solche anormale Typen, wie sie in Teil II, Kap. IV beschrieben sind. Unter den rein diözischen Rubiaceen kommen teils Typen vor, bei denen keine Reste von den Organen des anderen Geschlechts vorhanden sind (z. B. *Anthospermum*, siehe SCHUMANN 1891), teils Typen, bei denen die Organe des anderen Geschlechts in der Form von wohlausgebildeten, aber funktionslosen Rudimenten vorhanden sind (z. B. *Thieleodoxa, Melanopsidium*).

Bei einigen Rubiaceen finden sich Erscheinungen, welche Autogamie befördern. So biegen sich bei mehreren *Coffea*-Arten (v. FABER 1912) schon in der Knospe die Narbenzipfel horizontal oder sie biegen sich sogar vollständig um und liegen in Kontakt mit den geöffneten Staubbeuteln. Die *Crucianella*-Arten und *Asperula Molluginoides* sind dadurch gekennzeichnet, dass der eine Griffelarm bedeutend kürzer als der andere ist. Die Staubbeutel öffnen sich hier, lange bevor die Blüte aufgebrochen ist. Die Narben können bei verschiedenen Vertretern sogar derselben Art (vermutlich handelt es sich um Heterostylie) sich in verschiedener Höhe in der Blütenröhre befinden, bei einigen befinden sich beide Narben unter den Staubbeuteln, bei anderen befindet sich die obere über oder in gleicher Höhe mit den Staubbeuteln, die untere unter denselben. Für die niedrig gelegenen Narben ist Selbstbestäubung ausgeschlossen, auf diesen Narben gleichwie in der Blütenröhre wird Pollen in reichlicher Menge schon vor dem Aufbrechen der Blüte angetroffen; für die Narbe, die sich oberhalb der Staubbeutel befindet, ist Selbstbestäubung wenigstens erschwert. Die Schläuche von

Pollenkörnern, die auf den verschiedenen Narben desselben Stempels haftengeblieben sind, haben hier offenbar ganz verschieden lange Wegstrecken zurückzulegen, bevor eine Befruchtung geschehen kann. Bestäubungsversuche an *Crucianella* versprechen sicherlich sehr interessante Resultate. Ich hoffe in Zukunft Gelegenheit zu erhalten, solche Versuche auszuführen.

B. Ältere Angaben über Selbststerilität bei den Rubiaceen.

Nur wenige Versuche sind gemacht worden, die Selbststerilitätsverhältnisse bei den Rubiaceen klarzustellen; sie sind sämtlich — bis auf eine einzige Angabe, die für *Asperula* geliefert wird (JANSONS 1934—1935) — an *Coffea* ausgeführt worden. Die älteste Untersuchung (V. FABER 1912) behandelt recht eingehend *Coffea liberica* und berührt auch noch einige andere Arten. Wie schon erwähnt, beobachtete V. FABER, dass bei *C. liberica* schon in der Knospe Selbstbestäubung erfolgt. Gelangt nun kein anderer Pollen auf die Narbe, so erfolgt Selbstbefruchtung. Trifft gleich nach dem Aufbrechen der Blüte Fremdbestäubung ein, so kommt es zu Kreuzbefruchtung. Eine solche neue Bestäubung erfolgt stets in der Natur. Es ist klar, was auch V. FABER betonte, dass hier eine Certation vorliegt — der Ausdruck wurde erst später von HERIBERT-NILSSON geschaffen. Die fremden Pollenschläuche mussten bedeutend rascher als die eigenen wachsen, die eigenen hatten ja einen beträchtlichen Vorsprung. Durch Bestäubung kastrierter frisch aufgebrochener Blüten teils mit eigenem, teils mit fremdem Pollen wurde nachgewiesen, dass Befruchtung im ersten Falle 5 oder 6 Tage, im letzteren Falle 3 oder 4 Tage nach der Bestäubung eintrat. Die Pollenschlauchcertation ist also festgestellt. V. FABER war der Ansicht, dass auch Selbstbefruchtung bei anderen *liberica*-ähnlichen *Coffea*-Arten, d. h. *abeokuta* und *excelsa*, geschehen kann, da der Blütenbau derselben mit dem von *liberica* übereinstimmt. Bei *Coffea Laurentii* (= *robusta*), *C. uganda* und *C. canephora* erfolgt zumeist nur Bestäubung mit fremdem Pollen. Die Verhältnisse bei *C. quillouensis* erscheinen V. FABER unsicher.

F. P. FERWERDA (1936) gibt in der Zeitschrift »Der Züchter» eine Zusammenstellung seiner eigenen und der von V. HALL, VOUTRE & V. HALL, HILLE RIS LAMBERS, SCHWEIZER und TASCHDJIAN gewonnenen Resultate (die Originalabhandlungen sind kaum in Schweden zugänglich). Bei *Coffea robusta* kommen Selbstfertilität, Selbst- und Intersterilität sowie Pseudofertilität vor. FERWERDA sagt nicht, was er unter Pseudofertilität versteht, vermutlich handelt es sich um Selbstbestäubung in junger Knospe. Von 12 untersuchten Klonen waren 3 selbstfertil, 8 selbststeril und 1 teilweise selbststeril. Von 80 ausgeführten Kombinationen zwischen nicht demselben Klon angehörigen Individuen waren 72 Kombinationen gelungen, bei 2 bestand Pseudofertilität und bei 6 Intersterilität. Nur in einem einzigen Falle war die Intersterilität reziprok.

FERWERDA führt auch eine ganze Reihe Resultate von Kombinationen zwischen *liberica*, *excelsa*, *arabica* und ihren Hybriden an. Für Einzelheiten sei auf die fragliche Arbeit verwiesen.

Für *Asperula azurea* liefert JANSONS (1934—35) folgende Angabe: ein Individuum bildete nach Selbstbestäubung reichlich Früchte, sämtliche Individuen in der Nachkommenschaft erwiesen sich als selbststeril, was als eine Äusserung von Inzuchtdegeneration gedeutet wurde.

C. Selbst- und Intersterilität bei den Galieen.

Als ich im Sommer 1934 ernstlicher mit Kreuzungsversuchen an einigen Galieenarten begann, führte ich auch Experimente aus, um festzustellen, ob Selbststerilität vorläge. Tabelle XIV gibt eine Zusammenstellung der Resultate von Selbstbestäubung (Geitonogamie) kastrierter Blüten. Die Blüten wurden dadurch kastriert, dass während des Knospenstadiums durch vorsichtiges Umbrechen mittelst einer Pinzette die Krone von dem daruntersitzenden Griffel entfernt wurde. Die mit der Krone verwachsenen Staubgefässe folgten dabei mit. Dieselbe Technik verwendete FERWERDA bei *Coffea*. Bei etwas Übung ist es nicht schwer, den Griffel unbeschädigt zu lassen, doch finden sich Typen, die nur mit Schwierigkeit sich so behandeln lassen. Die Blütenstände mit den kastrierten Blüten wurden mittels Zellophanbeutel isoliert. Die Bestäubung wurde am Tage danach und nochmals am dritten Tage ausgeführt. Durch Berührung der Narben mit den Staubbeuteln eben aufgebrochener Blüten wurde Bestäubung erzielt.

Die letzte Spalte der Tabelle XIV »Maximale Samenbildung bei Kastrierung, Kreuzung und Isolierung» enthält die Ergebnisse der Kombination, die das beste Resultat lieferte, wenn der fragliche Typ Mutter war. Ein Vergleich zwischen

Tabelle XIV.

Selbststerilität bei **Galieae.**

Typus	Gesamtzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl gebildeter Samen	Samenbildungsprozent	Samenbildungsprozent bei freiem Abblühen	Maximales Samenbildungsprozent bei Kastrierung, Kreuzung und Tütenisolierung
2M2	112	0	0	0	3	—
2M32	624	0	0	0	51	47
4M25	136	0	0	0	95	60
4M26	62	0	0	0	94	63
6M1	72	0	0	0	0	0
2MV1	1252	0	0	0	62	56
»*MMMV*»	246	0	0	0	—	62
2G9	440	0	0	0	48	—

dieser Spalte und der vorletzten lässt erkennen, welche Einwirkung die unnatürlichen Eingriffe, Kastrierung und Einbeutelung, haben. Die Fruchtbildung wird offenbar durch die Eingriffe etwas herabgesetzt, aber nicht genügend, um Sterilität hervorzurufen. Es kann demnach festgestellt werden, dass *4M25*, *4M26*, *2M32*, *2MV1* und *2G9* selbststeril sind. Aus den Tabellen XVIII und XIX geht mit Deutlichkeit hervor, dass auch *2M24*, *2M25*, *2M26*, *2M28* und *4M11* selbststeril sind. Um rasch zu untersuchen, ob auch andere Typen innerhalb der Sektion *Galieae* selbststeril sind, wurden eine Menge Blütenstände eingebeutelt, bevor ihre Blüten sich entfaltet hatten. Diese Blütenstände konnten einige tausend Blüten enthalten, und da mehrere Blütenstände zusammengebunden wurden, war es eine sehr grosse Anzahl Blüten, die in jedem Einzelfall untersucht wurden. Eine mehr oder minder grosse Anzahl Typen mit wenigstens in der Regel normaler Fertilität bei freiem Abblühen (39—70 % Samenbildung, für *verum*, 5- und 6-*M* jedoch bedeutend niedriger) von *2-*, *4-*, *5-*, *6-Mollugo*, *2-* und *4-verum*, *4-laevigatum*, *silvaticum*, *Schultesii*, *2-* und *4-lucidum*, *2-* und *4-flavicans*, *2-* und *4-glauca* und *Kitaibelianum* kamen zur Untersuchung. In keinem Falle wurden Früchte erhalten. Diese Versuche würden also auf eine bei den Galieen stark verbreitete Selbststerilität deuten. Indessen kann der Einwand erhoben werden, dass die lange Einbeutelungsperiode einwirken konnte, weshalb ich vorläufig nicht sicher behaupten will, dass sämtliche hier aufgezählten Galieen selbststeril sind. Im folgenden wird jedoch gezeigt werden, dass trotz langer Einbeutelungsperiode Frucht- und Samenbildung ungehindert erfolgen können. HOMEYER gelang es, durch blosse Isolierung eines spontan wachsend angetroffenen *Galium Mollugo* × *verum* F_x mittels Zeugbeutels eine neue Generation zu erhalten. Dies deutet ja darauf, dass die Selbststerilität nicht bei sämtlichen Typen vorhanden ist, oder auch darauf dass HOMEYERS Isolierungsmethode nicht befriedigend war. Dass innerhalb einer und derselben Art sowohl selbststerile als auch fertile Individuen vorkommen, ist ja sonst nicht ungewöhnlich.

Spekulationen und Untersuchungen von PRELL (1921), LEHMANN (1921), EAST & MANGELSDORFF (1925) und FILZER (1926) haben zur Aufstellung der jetzt so berühmten »oppositional-factor»-Hypothese geführt. Durch diese wird die Selbststerilität und Kreuzungssterilität genetisch erklärt. Das Wachstum der Pollenschläuche evtl. die Pollenkeimung, wird durch eine Reihe Allele S_1, S_2, S_3 usw. geregelt. Ein Schlauch mit dem Faktor S_1 kann nicht mit hinreichender Geschwindigkeit wachsen in Stempelgewebe einer Pflanze mit der genetischen Konstitution S_1S_1, S_1S_2 usw., wohl aber wenn die Konstitution S_2S_2, S_2S_3 oder eine andere Kombination ist, in der S_1 fehlt. Diese Hypothese erklärt in vortrefflicher Weise die Verhältnisse u. a. bei *Veronica syriaca* (LEHMANN 1919, 1921, FILZER 1926), *Nicotiana* (EAST und Mitarbeiter), *Antirrhinum segovia* (BAUR 1919). Indessen genügt die Hypothese ohne weitere Hilfshypothesen nicht zur Erklärung der Verhältnisse bei u. a. *Tolmieae Meziesii* (CORRENS 1928), *Verbascum phoeniceum* (SIRKS 1926, 1927), *Brassica* (KAKITZAKI 1930), *Capsella grandiflora* (RILEY 1932) *Cardamine pratensis* (CORRENS 1912, BEATUS 1929, 1931, 1934). Bei einigen dieser Arten kann eine Individuenkombination erfolgreich sein, während die reziproke resultatlos ist. LAWRENCE (1930) erklärt einige

dieser mit Hilfe der »oppositional-factor»-Hypothese und zwar in sehr bestechender Weise dadurch, dass er ihre Eigenschaft als Polyploide berücksichtigt. EAST & YARNELL (1929), KAKIZAKI (1930) und BEATUS (1934) rechnen damit, dass ausser den sterilitätserzeugenden Allelen eine Reihe fertilitätserzeugender Allelen vorhanden sind. LAWRENCE wies nach, dass die Verhältnisse bei *Verbascum phoeniceum* einen der Fälle darstellen, die vermutlich mit Hilfe der »oppositional-factor»-Hypothese zu deuten sind, falls man *V. phoeniceum* als polyploid hält und die Polyploidie berücksichtigt. Vor LAWRENCE hatte SIRKS sie durch die Annahme erklären wollen, dass gewisse Pollenschläuche mit gewissen Allelen nicht in Stempelgewebe zu wachsen vermöchten, das sowohl mit identischem Gen versehene als auch gewisse andere Allelkombinationen erhielte. Derart die Hypothese zu modifizieren, kann ohne triftigen Grund nicht als gerechtfertigt betrachtet werden. Es ist demnach zuzugeben, dass die »oppositional-factor»-Hypothese zwar eine Erklärung für die meisten Fälle liefert aber auf Schwierigkeiten bei anderen stösst.

Leider ist es mir noch nicht möglich gewesen, die Selbststerilität bei *Galium* genetisch zu studieren, was ja im Hinblick darauf, dass sowohl Diploide als Tetraploide vorkommen, sehr interessant wäre. Demnach ist es nicht bekannt, ob die »oppositional-faktor»-Hypothese hier zutrifft. Um zu untersuchen, ob Intrasterilitäts-Interfertilitätsgruppen bei diploidem *Galium Mollugo* vorkommen, sind einige Kreuzungen ausgeführt worden. Das Resultat ist aus Tabelle XV ersichtlich. Die Selbststerilität ist nur durch Einbeutelung entdeckt worden. Die Individuen *2M4*, *2M27*, *2M28*, *2M29* und *2M30* haben defekten oder gar keinen Pollen, weshalb bei diesen die Selbststerilität nicht festgestellt werden kann.

Aus der Tabelle XV geht hervor, dass Intersterilität vorkommt. Vermutlich sind die Intrasterilitäts-Interfertilitätsgruppen zahlreich, die vielen +-Zeichen in der Tabelle deuten darauf. Mit tetraploidem *Galium Mollugo* sind ähnliche Versuche nicht ausgeführt worden.

Die Tabellen XVI und XVII enthalten die Resultate einer Kreuzung von Tetraploiden, welche Nachkommen nach Kombination zweier bestimmter Individuen darstellen. Sie sind indessen Artbastarde, was freilich in diesem Zusammenhang von keiner Bedeutung ist, da nur Typen mit normaler Reduktionsteilung und normalem Pollen zur Verwendung gekommen sind. Aus den Resultaten herauszulesen, wie die Intersterilität sich vererbt, ist natürlich unmöglich.

Aus den Tabellen ersieht man deutlich, dass, wenn bei den Tetraploiden Intersterilität vorkommt, diese oft non-reciprok ist, von 7 intrasterilen Kombinationen ist nur 1 reciprok. Wie die Sache sich bei den Diploiden verhält, ist ungewiss. Bei den Tetraploiden könnte demnach LAWRENCEs Erklärung Anwendung finden, solange nicht aber festgestellt ist, dass non-reciproke Intrasterilität bei den Diploiden fehlt, und dass die Intersterilität der Diploiden durch Faktoren im Sinne der oppositional factor-Hypothese bedingt ist, will ich eine bestimmte Meinung nicht äussern. Mittels dieser LAWRENCEschen Hypothese würde auch der bei *Galium* beobachtete verschieden starke Effekt der Kreuzung eines Individuums mit fremden seine Erklärung finden. FERWERDA vermutete, dass bei *Coffea robusta* die non-reversible Intersterilität auf Polyploidie beruhen

Tabelle XV.

Kompatibilitäts- und Inkompatibilitätsverhältnisse zwischen verschiedenen 2M-Typen.

♀ \ ♂	*2M 4*	*2M 8*	*2M 18*	*2M 19*	*2M 20*	*2M 21*	*2M 23*	*2M 25*	*2M 26*	*2M 27*	*2M 28*	*2M 29*	*2M 30*	*2M 31*	*2M 1203*	*2M 1204*
2M4		+														
2M8		—														
2M18			—													
2M19				—												
2M20					—									+		
2M21				+		—		+								
2M23							—							+		
2M24						+		—								
2M26							+		—							+
2M27				+												
2M28			—													
2M29			+											+		
2M30			+											+	+	−
2M31			+						+					—	+	
2M1203			+												—	
2M1204								+								—

Sind nicht als Vaterpflanzen gebraucht worden, weil sie keinen oder nur defekten Pollen haben

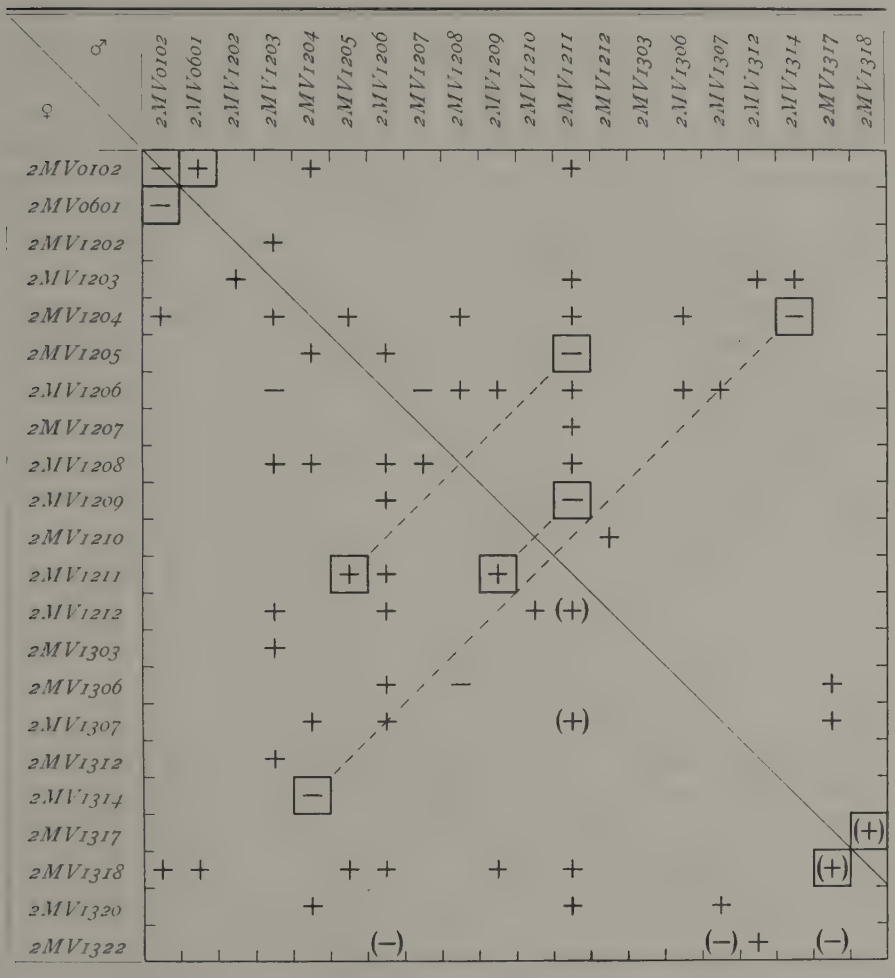
+ = Resultat, — = kein Resultat.

könnte. Indessen haben sowohl ich als KRUG (1934) gezeigt, dass *robusta* diploid ist. Zu vermuten, dass die Rubiaceen mit n = 11 sekundäre Polyploide sind, ist kaum gerechtfertigt. Eher bestände da die Möglichkeit, dass bei *Coffea robusta* wie auch bei den Galieengattungen intraspezifische Polyploidie vorkommt.

Der üblichen Auffassung gemäss beruht die Selbststerilität darauf, dass die Pollenschläuche in Stempelgeweben gewisser genetischer Konstitution der Fähigkeit ermangeln, zu keimen oder hinreichend rasch zu wachsen. Indessen weiss man in Wirklichkeit bei vielen der genetisch analysierten Fälle von Selbst- und Kreuzungssterilität nichts über das Auftreten der Pollenschläuche im Stempelgewebe. SCOTT (1865) und DORSEY (1919) behaupteten, dass bei gewissen selbststerilen Pflanzen der Pollen überhaupt nicht keimt. STOUT (1931) und YASUDA

Tabelle XVI.

*Kompatibilitäts- und Inkompatibilitätsverhältnisse zwischen verschiedenen »**MMMV**»-Individuen, die Geschwister sind.*

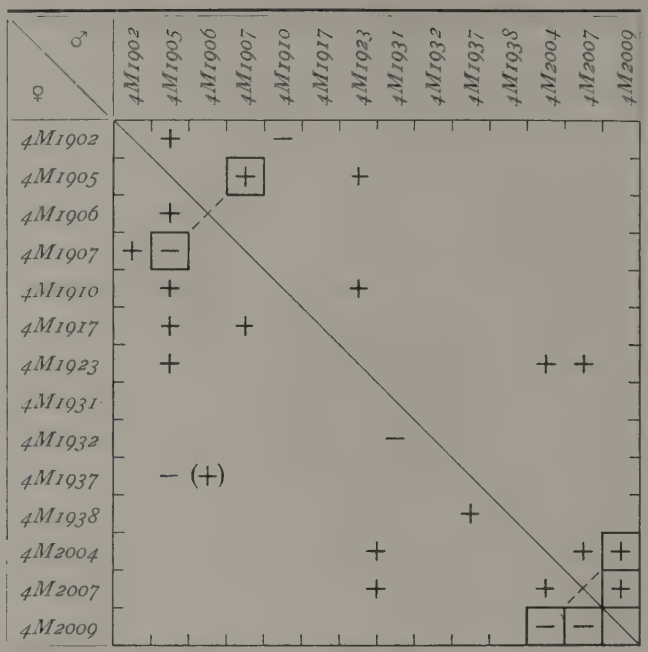


\+ = gutes Resultat.
— = kein Resultat.
(+) = unbedeutendes Resultat.
(—) = kein Resultat, das Material ist aber ziemlich klein gewesen, weshalb sichere Schlussfolgerungen nicht gezogen werden können.

(1933) haben nachgewiesen, dass die Keimungsfrequenz zwar herabgesetzt, dass dies aber kaum die Hauptursache der Selbststerilität ist. CORRENS (1912) zeigte für *Cardamine pratensis*, dass in sterilen Kombinationen die Pollenkörner auf den Narben keimen und kurze Schläuche bilden, die jedoch nicht in die Narbe einzudringen vermögen. In den meisten anderen Fällen verhält es sich vielleicht,

Tabelle XVII.

Kompatibilitäts- und Inkompatibilitätsverhältnisse zwischen verschiedenen »$MMM\frac{VV_r}{2}$»-Individuen, die Geschwister sind.



wie JOST (1907) für *Lilium* zeigte, so, dass die Schläuche zwar in die Narbe und den Griffel hineinwachsen, dass das Wachsen aber zu langsam geschieht. Weitere Beispiele hierfür führt BRIEGER (1930) an. Die Ursache der Pseudofertilität hat man in Folgendem suchen wollen: Der Weg des Pollenschlauchs ist verkürzt, wenn es sich um Bestäubung in einer jungen Knospe handelt; die den Pollenschläuchen zur Verfügung stehende Zeit ist sowohl bei Knospenbestäubung wie bei Bestäubung am Ende der Vegetationsperiode verlängert; Hemmstoffe entwickeln sich in hinreichender Konzentration nur unter bestimmten (normalen) physiologischen Verhältnissen, während einer bestimmten Phase der Entwicklung (YASUDA 1929 und später, EAST 1929, KAKIZAKI 1930). Vor allem durch YASUDAs geniale Versuche, die von unermüdlicher Geduld zeugen, kann es als bewiesen angesehen werden, dass der letztgenannte Umstand sehr wahrscheinlich die grösste Rolle wenigstens bei *Petunia* spielt.

Die Ansichten sind auch darüber auseinandergegangen, ob Akzeleration beim Wachstum der fremden Pollenschläuche stattfindet (EAST 1915 a, b, EAST u. PARK 1918) oder Retardation bei dem der eigenen (JOST 1907, OSTERVALDER 1910, CORRENS 1912, 1916). Nach YASUDA (1931, 1933) wirken die beiden Erscheinungen gleichzeitig.

Um festzustellen, ob die Selbststerilität bei den Galieen wirklich auf dem Wachstum des Pollenschlauches beruht, bestäubte ich etwa 50 kastrierte Blüten teils mit eigenem teils mit fremdem Pollen. Der Versuch wurde sowohl mit 2- als mit 4- und 6-*Mollugo* angestellt (siehe auch Kap. II). Mit gewissen Interwallen wurden dann die Stempel fixiert und danach in Schnitte zerlegt. Die Schnitte wurden mit Eau de Javelle nach JOST (1907) behandelt und mit bleu cotton gefärbt. Andere Behandlungsmethoden lassen nichts von den Schläuchen sehen, und auch bei der genannten ist es nur möglich, die »Callose»-Pfropfen zu beobachten. Bei Fremdbestäubung sah man nach einem Tage Callosepfropfen in den Narben, den Griffeln, der Zwischenwand und der Mikropyle, nach 2 Tagen hatte die Endosperm- und oft auch die Embryoentwicklung begonnen. Die Callosepfropfen waren noch nach 2 Tagen wahrzunehmen. Bei Selbstbestäubung zeigte es sich, dass Callosepfropfen weder nach 1 noch nach 2 oder 3 Tagen vorhanden waren. Nach 3 Tagen waren die Ovula bereits geschrumpft. Nach 1 Tag konnte man auf den Narben nur sehr selten Pollenkörner beobachten, die soeben begonnen hatten, einen Schlauch hinauszusenden. Die Schläuche waren jedoch kürzer als die Durchmesser der Körner, und Kerne waren nicht in den Schlauch hineingewandert. Es ist also festzustellen, dass bei Fremdbestäubung der Pollen keimen und sein Schlauch das Ei bereits im Laufe des ersten Tages erreichen kann. Bei Selbstbestäubung ist die Keimfähigkeit des Pollens offenbar bedeutend herabgesetzt (vgl. SCOTT, DORSEY, YASUDA u. STOUT). Die wenigen Pollenkörner, die Keimtendenz zeigen, weisen nur äusserst winzige Schläuche auf, die nicht in das Narbengewebe einzudringen vermögen (vgl. CORRENS).

D. Pseudofertilität bei den Galieen.

Es gelang EAST & PARK (1917), am Ende der Vegetationsperiode bei Selbstbestäubung an sonst selbststerilen *Nicotiana*-Arten Resultate zu erhalten. Ähnliche Befunde von »end-season-fertility» werden in mehreren Abhandlungen beschrieben (Siehe YASUDA 1929—1934 und die darin angeführte Literatur). Bei selbststerilen *Nicotiana*- u. a. Arten gelang auch Selbstbestäubung, wenn junge Knospen geöffnet und bestäubt wurden (Siehe YASUDA 1929—1934 und die darin angeführte Literatur). Unter verschiedenen anderen mehr oder minder abnormen Verhältnissen gelingt oft bei selbststerilen Pflanzen Selbstbestäubung (Siehe YASUDA 1929—1934 und die darin angeführte Literatur).

Pseudofertilität, bezeugt durch erfolgreiche Knospenbestäubung, ist bei den Galieen nicht angetroffen worden. Dies beruht darauf, dass in der Knospe und während des verhältnismässig kurzen männlichen Stadiums die Narben nicht bestäubungsfähig sind. (Dass zu frühe Knospenbestäubung kein Resultat ergibt, ist auch von BRIEGER, KAKIZAKI u. a. nachgewiesen worden.) Oft kann jedoch der Pollen dann liegen bleiben, bis die Narbe hinreichende Reife erlangt. Wenn bei den Galieen die Narben dieses Reifestadium erreicht haben, haben sich offenbar YASUDAS Hemmstoffe bereits in solchem Grade entwickelt, dass Selbstbefruchtung nicht erfolgen kann. Keine Anzeichen sind beobachtet worden, die

darauf deuten, dass »end-season-fertility» vorliegt. Bei den Galieen kommt indessen eine andere Art von Pseudofertilität vor.

Ursprünglich wurden, um auf bequeme Weise *Galium*-Bastarde zu erhalten, Blütenstände von *Galium verum* und *Galium Mollugo* miteinander zusammengebunden und eingebeutelt. So wurden 1934 Blütenstände von *2M33* mit solchen von *2V1* zusammengebunden. Es zeigte sich da, dass die ersteren eine nicht unbedeutende Anzahl Samen gebildet hatten, während die *2V1*-Blütenstände nur vier Samen aufwiesen. Diese Samen wurden ausgesät. Die von der *2M*-Mutterpflanze herrührenden keimten gut und erwiesen sich als reine *2M*-Samen. Die sämtlichen so aufgekommenen Individuen waren dem *2M33* sehr ähnlich. Von den Samen, die von *2V1* herstammten, keimte nur einer, und dieser erwies sich als ein reines *2M*-Individuum. Leider behielt ich von der Nachkommenschaft von *2M* nur 15 Individuen. Die Sterilitätsverhältnisse dieser letzteren und des vereinzelten *2M*-Individuums werden kurz in Teil II, Kap. IV geschildert. Der Versuch zeigt auch, dass trotz langer Einbeutelung Fruchtbildung möglich ist.

1935 wurde dieser Versuch mit *2M24*, *2M25*, *2M26* und *2M28* einerseits und *2V1* andererseits wiederholt. Um eine lange Isolierungszeit unnötig zu machen, wurden aus blühenden Blütenständen alle aufgebrochenen Blüten und alle jüngeren Knospen entfernt, sodass sämtliche übriggebliebenen Knospen sich in einem vorgeschrittenen Stadium befanden. Ausserdem wurden von allen Partnern einzelne, auf dieselbe Weise behandelte Blütenstände eingebeutelt. Das Resultat wurde dann an jedem Zweig für sich festgestellt. Die Tabelle XVIII geben über das Resultat der Versuche Auskunft.

Aus den Samen, die erhalten und ausgesät wurden, gingen nur *2M*-Pflanzen hervor. Der einzige Same, der bei Isolierungsversuch resultierte, erwies sich als nicht keimfähig. In keinem Versuch lieferte *2V1* Samen, was nicht erstaunlich ist, da diese Pflanze bei freiem Abblühen nur vereinzelte Samen bildet.

Die Ergebnisse der Versuche sind sehr verschieden an verschiedenen Zweigen. Es muss dies darauf beruhen, dass in verschiedenen Höhen verschieden grosse Kontaktmöglichkeiten zwischen *Mollugo-* und *Verum*zweigen bestehen.

Alle diese Resultate lassen sich kaum auf mehr als eine Weise deuten. Die untersuchten Individuen sind selbststeril, aber bei Anwesenheit artfremden Pollens wird der eigene Pollen zur Tätigkeit stimuliert. Die Selbststerilität wird aufgehoben. Es ist dies eine Art Pseudofertilität. Man muss sich denken, dass zuerst der fremde Pollen auf der Narbe keimt, und dass die fremden Schläuche auf irgendeine Weise die Stoffe, die auf den eigenen Pollen hemmend wirken, inaktivieren oder auch auf den letzteren direkt stimulierend einwirken. Es kommt sodann zu einer Certation zwischen den eigenen Schläuchen und den fremden, die eigenen wachsen nun rascher und erreichen zuerst das Ei.

Wird eine *Galium*-Blüte mit Pollen bestäubt, der von derselben Art, aber von einem Typ anderen Polyploiditätsgrades stammt, so wachsen die Schläuche völlig normal in dem Stempelgewebe (siehe Kap. II). Der Gedanke liegt da nahe, dass, wenn ein Blüte mit einer Mischung von eigenen Pollen und Pollen von derselben Art, aber anderen Polyploiditätsgrades bestäubt wird, der letztere Pollen, der ja keimt, auch den Pollen des eigenen Blütes wird »aktivieren» können.

Tabelle XVIII.

*Samenbildung bei **2M**-Typen, wenn sie, allein oder zusammen mit **2V**-Typen, isoliert werden.*

Zweig Nr.	Anzahl Frucht-anlagen	Anzahl der erhaltenen Samen	Zweig Nr.	Anzahl Frucht-anlagen	Anzahl der erhaltenen Samen
	2M24			*2M24+2V1*	
1	44	0	1	52	5
2	38	0	2	66	2
3	22	0	3	48	6
4	60	0	4	40	6
5	42	0	5	20	0
6	62	0	6	26	0
7	20	0			
8	18	0			
Summe	306	0	Summe	252	19
	2M25			*2M25+2V1*	
1	20	0	1	32	0
2	18	0	2	36	5
3	22	0	3	54	2
4	28	0	4	46	14
5	20	0	5	46	6
6	14	0	6	16	0
7	18	0	7	34	16
8	32	0	8	20	12
9	38	0	9	32	1
10	34	0	10	26	4
11	32	1	11	40	9
12	36	0			
Summe	302	1	Summe	382	69
	2M26			*2M26+2V1*	
1	18	0	1	32	0
2	24	0	2	44	0
3	34	0	3	36	15
4	36	0	4	44	5
5	48	0	5	24	2
6	52	0			
Summe	212	0	Summe	180	22
	2M28			*2M28+2V1*	
1	18	0	1	18	0
2	22	0	2	36	5
3	32	0	3	36	2
4	12	0	4	32	2
5	14	0	5	30	4
6	26	0	6	24	4
7	12	0			
8	8	0			
Summe	144	0	Summe	176	17
Insgesamt	964	1	Insgesamt	990	127
Effekt	0,1 %			12,8 %	

Tabelle XIX.

Samenbildung beim **4M-***Typus, wenn er, allein oder zusammen mit* **6M-***Typus, isoliert wird.*

4MII			*4MII + 6MI*		
Zweig Nr.	Anzahl Fruchtanlagen	Anzahl der erhaltenen Samen	Zweig Nr.	Anzahl Fruchtanlagen	Anzahl der erhaltenen Samen
1	14	0	1	12	0
2	16	0	2	6	2
3	22	0	3	34	2
4	12	0	4	8	1
5	32	0	5	6	1
6	8	0	6	16	3
7	6	0	7	4	2
8	12	0	8	12	1
9	22	0	9	6	0
10	10	0	10	18	0
11	4	0	11	16	3
			12	10	2
			13	12	0
			14	8	0
			15	16	3
Summe	158	0	Summe	184	20
Effekt	0 %			10,9 %	

Um dies zu prüfen, wurden 1936 Blütenstände von *6MsI* und *4MII*, teils einzeln, teils vereinigt isoliert. Die Resultate sind aus Tabelle XIX ersichtlich.

6MsI bildete keine Früchte, weder allein noch zusammen mit *4MII*, was nicht auffällig ist, da meine *6M*-Typen sehr selten Früchte entwickeln. *4MII* dagegen bildete allein keine, zusammen mit *6MsI* aber 20 Früchte.

Geschieht gleichzeitig Bestäubung mit eigenem Pollen und mit Pollen von einem anderen Individuum derselben Art, aber mit anderer Chromosomenzahl, so erfolgt offenbar Selbstbefruchtung. Dass alle Samen in Versuch XIX pentaploid sein sollten, halte ich für unwahrscheinlich, da solche Kombinationen sehr schwer zu erhalten sind (siehe Kap. II). Demnach stimuliert auch Pollen mit anderer Chromosomenzahl der blüten-eigenen Pollen zur Tätigkeit. Aus dem Versuch kann auch geschlossen werden, dass bei Certation zwischen haploidem und triploidem Pollenschlauch in diploidem Stempelgewebe der haploide siegt. Die Schlüsse können jedoch nicht als völlig sicher betrachtet werden, bevor die Nachkommenschaften aufgezogen und studiert worden sind.

Im Hinblick auf die nachgewiesenen Verhältnisse ist es nicht sicher, dass in der Natur die Vertreter der Galieengattungen sich wirklich meistens durch

Kreuzbefruchtung vermehren. Es ist ja keineswegs ausgeschlossen, dass der eigene Pollen auch durch Pollen von Individuen derselben Art und mit derselben Chromosomenzahl zur Tätigkeit stimuliert wird.

Kommen nun diese bei *4M11* und einigen *2M*-Typen festgestellten Verhältnisse auch bei anderen Galieen vor? Gewisse Tatsachen deuten darauf. Bei Beutelisolierung hat es sich gezeigt, dass u. a. *Galium Kitaibelianum* und *Galium 2-flavicans* nicht Früchte bilden. Von *Galium Kitaibelianum* stand mir zu Versuchen nur ein einziges Individuum zur Verfügung. Dieses erhielt ich im Sommer 1934 von professor A. BORZA bei einem Besuch, den ich damals dem Botanischen Garten in Cluj abstattete. Das fragliche Individuum war, bevor es blühte, von Prof. BORZA von den Karpathen nach Cluj gebracht worden und war das einzige Exemplar von *G. Kitaibelianum,* das in jener Saison in Cluj vorhanden war, trotzdem war es zur Zeit meines Besuches reichlich mit Früchten versehen. Dasselbe Individuum, nun im Treibbeet im Bergianischen Garten, trug auch 1935 und 1936 Früchte in nicht unbedeutender Menge. Die Samen von Cluj wurden ausgesät und lieferten eine grosse Anzahl *G. Kitaibelium*-Pflanzen, die indessen im Winter 1935—1936 abstarben.

Ein grosses Individuum von *Galium flavicans,* das bei Einbeutelung einer grossen Anzahl Zweige keine Früchte bildete, wurde, lange bevor eine Blüte aufgebrochen war, in einen Kasten im Gewächshaus der Stockholmer Universität eingesetzt. Während des ganzen Sommers 1935 war dies das einzige Exemplar von *Galium flavicans,* das im Gewächshaus vorhanden war, trotzdem aber wurde reiche Fruchtbildung erhalten. Das Gewächshaus beherbergte im übrigen während längerer oder kürzerer Perioden Pflanzen von *2-, 4-, 6-Mollugo*, *2-* und *4- verum, 4-lucidum, Schultesii, silvaticum* und *purpureum.* Die Samen, die von diesem *Galium flavicans* erhalten wurden, wurden 1936 gesät, und die meisten keimten. 30 Stück von den Keimpflanzen wurden dann ausgepflanzt. Von den aufkommenden Pflanzen waren 7 Stück zuerst ganz chlorophyllos, sie wurden dann blassgrün und starben ab, nachdem sie einen oder ein paar Blattwirtel entwickelt hatten. Die übrigen 23 Pflanzen erwiesen sich als reines *Galium flavicans.* Offenbar hat fremder Pollen sowohl in dem Falle von *Galium Kitaibelianum* wie in dem von *Galium flavicans* den eigenen Pollen zur Tätigkeit angeregt. In dem Falle von *Galium flavicans* haben sich durch die Selbstbefruchtung rezessive chlorophylldefekte Typen herausgespalten, die Spaltungszahl scheint 1 : 3 zu sein.

Kommt die Einwirkung von Pollenschläuchen oder Pollenkörnern aufeinander auch bei anderen Pflanzen vor? Bei Kreuzungsversuchen zwischen *Gossypium barbadense* und *G. Hirsutum,* ausgeführt von BALLS (1911), KEARNY & HARRISON (1924, 1932; siehe auch JONES 1928), wurde ein wenigstens annähernd ebenso reichliches Resultat wie bei intraspezifischer Bestäubung erhalten. Wurden die Pollensorten beider Arten miteinander gemischt, und die betreffenden Narben bestäubt, so wurde in 75—90% rein maternelle Nachkommenschaft erhalten. Dies beruhte nicht auf einer Pollenschlauchcertation, was von KEARNY & HARRISON (1932) bewiesen wurde. Wurde eine Narbe teils mit eigenblütigen Pollen, teils mit Pollen von der anderen Art in der Weise bestäubt, dass die verschiedenen Pollensorten voneinander getrennt, aber auf der Narbe in dersel-

ben Höhe belegen waren, so sank die Ziffer auf za. 67 %. Die Versuche zeigten auch, dass, wenn von beiden Arten nur wenige Pollenkörner (15—30 Stück) verwendet wurden, maternelle und Bastardtypen in gleicher Anzahl gebildet wurden sowohl aus »upper seeds» als aus »lower seeds». Wurden ähnliche Versuche mit zwei verschiedenen Varietäten von *G. barbadense* angestellt, so trat die selektive Befruchtung wenig hervor. KEARNY & HARRISON wollen ihre Resultate mittels der Hypothese erklären, dass der eigene Pollen bei seinem Keimen in der Narbe (oder in Kontakt mit der Narbe) leicht diffusible Stoffe erzeugt, die das Keimen des fremden Pollens verhindern, eine Schlussfolgerung, die mir völlig berechtigt erscheint. Dass das Resultat ein anderes war, als kleine Pollenmengen verwendet wurden, muss darauf beruhen, dass die Konzentration der gebildeten Substanzen zu gering war.

ZAMELIS & MELDERIS (1931) bestäubte ein selbststeriles Individuum von *Veronica pinnata* teils mit Pollen von *V. Teucrium,* teils mit solchem von *V. longifolia.* Im ersteren Falle kamen keine keimfähigen Samen zur Entwicklung, im letzteren Falle wurden 13 Kapseln mit teilweise normal entwickelten Samen erhalten. Aus diesen Samen gingen drei Individuen hervor, die mit der Mutter identisch waren. ZAMELIS deutete die Erscheinung als Resultat von Pseudogamie, induziert durch den artfremden Pollen. Die Übereinstimmung zwischen dem *Veronica-* und dem *Galium*-Falle ist augenfällig. Vorübergehend denkt auch ZAMELIS an dieselbe Erklärung, die ich bezüglich der Galieen gegeben habe: »Man kann noch eine Annahme machen, dass vielleicht durch die Mischbestäubung mit dem eigenem und artfremden Pollen die Befruchtung mit dem eigenen Pollen stimuliert wird — dass eine Pseudofertilität durch Mischbestäubung eingetroffen sei. Um eine solche jedoch ziemlich unwahrscheinliche Annahme auszuschliessen, ist dann gewiss eine vorherige Kastration der Blüten unbedingt nötig.» In seiner Abhandlung erwähnt ZAMELIS, dass er im Jahre darauf 6 kastrierte Blüten von *Veronica pinnata* mit Pollen von *V. longifolia* bestäubte: Leider hat er seitdem keine weiteren Mitteilungen über den Fall gemacht.

ZAMELIS hält es also für so gut wie festgestellt, dass es sich um Pseudogamie handelt. Als Stütze für diese seine Ansicht führt er an, dass durch artfremden Pollen induzierte Pseudogamie in derselben Familie vorkommt, nämlich in der Gattung *Digitalis.* Dies soll von HAASE-BESELL (1916, 1922) bewiesen und von ZAMELIS' Schülerin ALVINE LIDURTS bestätigt worden sein. Die zweifellos sehr interessanten Verhältnisse bei *Digitalis* sind jedoch noch nicht geklärt. MICHAELIS (1931) glaubt sich bewiesen zu haben, dass die »falschen Bastarde» bei *Digitalis* durch Versuchsfehler bedingt sind. Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Verhältnisse bei *Veronica pinnata* mit meiner Auffassung der Verhältnisse bei den Galieen übereinstimmen. Dass es sich bei den Galieen um Pseudofertilität und nicht um Pseudogamie handelt, ergibt sich aus den Versuchen mit Kastrierung und Bestäubung, bei denen ein Resultat ganz ausbleibt oder nur typische Bastarde erhalten werden.

Verschiedene Forscher haben nachgewiesen (siehe die Zusammenfassungen bei JONES 1928), dass die zwei Arten von Pollenkörnern oder ihre Schläuche, die ein heterozygotes Individuum produziert, verschieden rasch keimen oder

wachsen, was zu von dem MENDELschen Gesetz abweichenden Spaltungszahlen führt. Man hat diese Erscheinung auf spezifische Gene zurückgeführt, die direkten Einfluss auf die Keim- und Wachstumsgeschwindigkeit ausüben (vgl. BRIEGER 1926). Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch hier eine zwischen den verschiedenen Schläuchen wirkende Influenz vorliegt, d. h. dass die Keim- und Wachstumsgeschwindigkeiten nicht der direkte sondern eine sekundäre Effekt einer Genwirkung sind. Noch grössere Wahrscheinlichkeit besitzt diese Erklärung meines Erachtens für den Fall einer Anwendung von Mischpollen, wo die Komponenten von verschiedenen Arten herstammen und sogar verschiedene Chromosomenzahlen haben können (vgl. den *Gossypium*-Fall oben). Derartige Untersuchungen sind für die Gattungen *Triticum* und *Aegilops* vorgenommen worden (KIHARA 1932, KATAYAMA 1933). KIHARA führte die Kombinationen *Triticum durum* × (*durum* + *vulgare*) und *Triticum vulgare* × (*durum* + *vulgare*) aus. Von den erhaltenen Samen waren im ersteren Falle bedeutend mehr Bastarde als im letzteren. KATAYAMA kreuzte *Aegilops ventricosa* mit (*Aegilops ventricosa* + *Triticum durum*) und *Triticum durum* mit (*Aegilops ventricosa* + *Triticum durum*) und erhielt im ersteren Falle unbedeutend weniger Bastarde als maternelle Typen, im letzteren Falle dagegen nur maternelle Typen.

In artifiziellen Kulturversuchen hat es sich gezeigt, dass Pollenschläuche und Pollenkörner tatsächlich auf die gegenseitige Wachstums- oder Keimgeschwindigkeit hindernd oder stimulierend wirken könne. So zeigte O'CONNOR (1927), dass auf einem Agarsubstrat, auf welchem Pollen von *Salix, Populus, Narcissus* und *Tulipa* gemischt wurden, diese Pollen schlechte Entwicklungsfähigkeit aufwiesen. Die Schläuche von *Salix, Tulipa* und *Narcissus* wurden nur halb so lang in der Mischung, als wenn sie allein waren. Näherte sich ein Schlauch der einen Art einer Gruppe von Pollen der anderen Art, so blieb er sofort in seiner Entwicklung stehen. BRINK (1924) stellte Versuche mit *Cucumis*- und *Vinca*-Pollen an. Wenn die Pollenkörner allein lagen und keimten, so waren die Schläuche bedeutend kürzer, als wenn in dem Kulturtropfen 4 Körner nebeneinander lagen. Im letzteren Falle war das Wachstum der Schläuche beschleunigt. Dieses Resultat BRINKS lässt unwillkürlich an Experimente über Auxinwirkung und mitogenetische Stralung denken.

Wenn ein *Cucumis*-Pollenkorn sich allein in einer Gruppe von *Vinca*-Pollen befand, wuchs er noch besser als zusammen mit anderen *Cucumis*-Körnern, ein Resultat also, das dem von O'CONNOR erhaltenen völlig entgegengesetzt ist.

Die angezogenen Fälle zeigen klar, dass eine deutliche Influenzwirkung zwischen Pollenkörnern und Pollenschläuchen verschiedener Herkunft existiert. Dieser Effekt kann offenbar verschieden gestaltet und vermutlich auf verschiedene Weise bedingt sein. Die Erscheinungen sind von ausserordentlichem Interesse und verdienen die grösste Aufmerksamkeit seitens der Forscher.

KAPITEL II.

Kompatible und inkompatible Kombinationen zwischen verschiedenen Typen von Arten mit intraspezifischer Polyploidie bei den Galieen.

Im vorigen Kapitel ist gezeigt worden, dass bei Galieen-arten Fälle von Intersterilität vorliegen. Obwohl diese nicht genetisch analysiert ist, kann sie doch als durch Selbststerilitätsgene bedingt angesehen werden. Bei den Galieen kommt jedoch noch ein Typ von intraspezifischer Kreuzungssterilität vor, der offenbar ganz anders bedingt ist. Er steht in Zusammenhang mit der nachgewiesenen intraspezifischen Polyploidie. Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades können nicht oder nur mit Schwierigkeit gekreuzt werden.

Durch mehrfache, hauptsächlich in den letzten Jahren ausgeführte Versuche haben mehrere Forscher gezeigt, dass es mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist, Resultate in Form von Typen mit intermediärer Chromosomenzahl bei Kreuzung zwischen Formen verschiedenen Polyploiditätsgrades innerhalb derselben Art oder innerhalb nahestehender Arten zu erhalten. In einigen Fällen hat es sich gezeigt, dass es leichter geht, wenn die Mutterpflanze die höhere Chromosomenzahl besitzt, seltener ist ein besseres Resultat, wenn der Typ mit niedrigerer Chromosomenzahl die Mutter ist. Um zu untersuchen, wie die Verhältnisse bei den Galieen liegen, habe ich einige Bestäubungsversuche ausgeführt, deren Ergebnisse grössenteils in den Tabellen XX zusammengestellt sind.

Um nähere Kenntnis von den Verhältnissen zu gewinnen, die in den Samenanlagen nach Bestäubung eines Stempels mit Pollen anderer Chromosomenzahl als der »legalen» herrschen, wurden 1936 die Kreuzungsversuche mit Individuen von *Galium Mollugo* wiederholt. In verschiedenen Zeitabständen wurden die Fruchtknoten fixiert und einer embryologischen Untersuchung unterzogen. Jedes Mal wurden 20 oder etwas mehr Fruchtknoten fixiert, sodass also jedes Mal 40 oder etwas mehr Ovula untersucht wurden.

Das Resultat der Untersuchung erhellt aus der nachstehenden Zusammenstellung. Vor allem MÜNTZING hat auf die Bedeutung hingewiesen, die das Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen im maternellen Gewebe, im Endosperm und im Embryo für das Resultat hat. Diese Zahlenverhältnisse, wie sie sich gestalten würden, wenn wie unter normalen Verhältnissen Doppelbefruchtung geschieht, werden (nach der Angabe der Kombination) angeführt.

Kombination ***4M*** × ***4M*** *und* ***2M*** × ***2M*** (M : En : Em = 2 : 3 : 2).

(Für die Versuche wurden die Pflanzen *4M10*, *4M17*, *4M19*, *2M18*, *2M23*, *2M40* verwendet.)

Selbstbestäubung.

Nach 1 Tag. Eine geringe Anzahl auf den Narben liegengebliebener Pollenkörner zeigten sehr kurze Keimschläuche, die in keinem Falle in das Narbengewebe eingedrungen waren. Nirgends im Stempelgewebe waren Callosepfropfen nachzuweisen.

Tabelle XX.

Resultate von Kreuzungen zwischen verschiedenen **Galieae**-*Arten und -Typen.*

Kombinationstypus	Versuchsjahr	Mutterpflanze	Vaterpflanze	Gesamtanzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl reifer Samen	Anzahl keimfähiger Samen	Anzahl der erhaltenen vitalen Pflanzen
Nr. 1 *2-Mollugo* × *4-Mollugo*	1933	?	?	96	16	0	—	—
	1935	*2M2*	*4M19*	142	16[1]	0	—	—
	»	»	*4M22*	98	10	0	—	—
	»	»	*4M23*	170	10[1]	1[2]	1	0
	»	»	*4M28*	392	1	0	—	—
	»	*2M19*	*4M19*	76	3	0	—	—
			Summe	974	56	1	1	0
Nr. 2 *4-Mollugo* × *2-Mollugo*	1933	?	?	144	0	—	—	—
	1934	*4M25*	*2M32*	356	0	—	—	—
	1935	*4M19*	*2M2*	288	0	—	—	—
	»	»	*2M7*	144	0	—	—	—
	»	»	*2M8*	348	0	—	—	—
	»	*4M22*	*2M9*	130	0	—	—	—
	»	*4M23*	*2M2*	280	1	1[3]	0	—
	»	»	*2M6*	352	2	2[4]	1	0
	»	»	*2M7*	344	1	1[5]	1	0
	»	*4M25*	*2M3*	40	0	—	—	—
	»	»	*2M9*	44	0	—	—	—
	»	*4M26*	*2M3*	44	0	—	—	—
	»	*4M28*	*2M3*	40	0	—	—	—
	»	»	*2M6*	42	0	—	—	—
	»	»	*2M8*	54	0	—	—	—
			Summe	2650	4	4	2	0

[1] Von diesen wurde 1 seziert, er enthielt Embryo und Endosperm.

[2] Wurde auf feuchtem Fliesspapier in Petri-Schale am 16.4. gesät, keimte am 23.4. und starb dann ab.

[3] Der Same war sehr runzelig. Er wurde in Petri-Schale zwischen 16.4. und 17.4. schwellen gelassen, worauf die Samenschale weggenommen wurde. Der Embryo war normal, das Endosperm schien zu fehlen. Der Embryo wurde auf das Nähragar (laut WERKMEISTER) überführt. Er konnte sich aber nicht weiterentwickeln.

[4] Der Same wurde am 16.4. in Petri-Schale gesät, keimte am 22.4., wonach er in der Schale belassen wurde. Die Samenschale wurde von den Keimblättern nicht gesprengt. Der Keim starb nach einigen Tagen ab.

[5] Der Same keimte nach 7 Tagen in der Petri-Schale, wonach der Keim in Erde überführt wurde. Die Samenschale wurde vom Hypokotyl gehoben, die Keimblätter konnten jedoch die Samenschale nicht sprengen. Der »Gipfel» (= Samenschale und die eingeschlossenen Keimblätter und Vegetationspunkt) welkte und fiel ab. Das Hypokotyl ergrünte dann und blieb vital, ohne sich zu entwickeln, bis in die letzten Tage des Juli.

Kombinationstypus	Versuchsjahr	Mutterpflanze	Vaterpflanze	Gesamtanzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl reifer Samen	Anzahl keimfähiger Samen	Anzahl der erhaltenen vitalen Pflanzen
Nr. 3 *2-Mollugo × 6-Mollugo*	1933	?	?	80	12	0	—	—
	1934	*2M32*	*6Mo*	30	10	1[1]	1	1
	1935	»	*6M4*	70	14	0	—	—
			Summe	180	36	1	1	1
Nr. 4 *6-Mollugo × 2-Mollugo*	Diese Kombination ist auch ausgeführt worden. Da es sich aber später gezeigt hat, dass die gebrauchten 6M-Typen keine oder nur sehr geringe Fruchtbildung haben, sind die Ziffern ohne jegliches Interesse.							
Nr. 5 *4-Mollugo × 6-Mollugo*	1933		?	92	34[2]	0	—	—
	1934	*4M25*	*6Mo*	388	177	1[3]	1	1
	1935	*4M19*	»	196	1	0	—	—
	»	*4M25*	»	20	9	0	—	—
			Summe	696	221	1	1	1
Nr. 6 *6-Mollugo × 2-Mollugo*	Siehe Nr. 4!							
Nr. 7 *2-verum × 4-verum*	1933	*2V1a*	?	80	0	—	—	—
	1934	»	?	48	0	—	—	—
	1935	*2V6*	*4V5*	154	6	3[4]	1[4]	1[4]
	»	*2V6*	*4V13*	116	1	0	—	—
	»	*2V5*	*4V5*	310	18	0	—	—
			Summe	708	25	3[4]	1[4]	1[4]
Nr. 8 *4-verum × 2-verum*	1933	?	*2V1a*	120	0	—	—	—
	1934	?	*2V1a*	156	0	—	—	—
			Summe	276	0	—	—	—

[1] Der Same war gut entwickelt, er wurde in Petri-Schale gesät, keimte gut und sprengte die Samenschale. Danach wurde die Keimpflanze in Erde gepflanzt und entwickelte sich dann ganz normal.

[2] Von diesen wurden 7. seziert, 4 von denselben hatten normale, der Rest äusserst unentwickelte Embryonen, das Endosperm schien schlecht entwickelt zu sein.

[3] Wurde in Petri-Schale gesät, keimte gut und sprengte die Samenschale. Danach wurde die Keimpflanze in Erde gepflanzt, sie entwickelte sich dann ganz normal.

[4] Von den 3 Samen waren zwei sehr runzelig, der dritte war gut entwickelt und keimte. Der Keim war tetraploid.

Kombinationstypus	Versuchsjahr	Mutterpflanze	Vaterpflanze	Gesamtanzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl reifer Samen	Anzahl keimfähiger Samen	Anzahl der erhaltenen vitalen Pflanzen
Nr. 9 *2-Mollugo × 2-verum*	1933	*2M32*	*2V1a*	148	15	0	—	—
	1934	»	»	528	64[1]	0	—	—
	1935	*2M2*	*2V1b*	86	4	0	—	—
		»	*2V2,3V5*	704	0	—	—	—
		2M23	*2V3*	48	3	3	0	—
		2M25	»	122	38	38	0	—
		2M27	*2V2*	60	0	—	—	—
			Summe	1 696	124	41	0	—
Nr. 10 *4-Mollugo × 4-verum*	1933	?	?	32	0	—	—	—
	1934	?	?	52	1	0	—	—
	»	*4M25*	*4V1*	30	0	—	—	—
	1935	»	»	82	0	—	—	—
	»	»	*4Vr2*	28	0	—	—	—
	»	*4M19*	*4V5*	80	0	—	—	—
	»	»	»	128	1	0	—	—
	»	*4M18*	*4V4*	140	1	1	0	—
	»	*4M1308*	»	70	0	—	—	—
			Summe	642	3	1	0	—
Nr. 11 *4-verum × 4-Mollugo*	1934	?	?	120	20	1	0	—
	»	*4V2*	*4M25*	358	13	2	2	2
	1935	*4Vr2*[2]	*4M22*	214	84[2]	1	0	—
	»	*4V3*	*4M18*	34	1	0	—	—
	»	*4V4*	»	126	25	17	10	3
			Summe	852	143	21	12	5
Nr. 12 *2-Mollugo × 4-verum*	1934	?	?	62	2	0	—	—
	1935	*2M8*	*4V2*	178	0	—	—	—
	»	»	*4Vr3*	158	0	—	—	—
	»	»	*4V5*	144	0	—	—	—
	»	*2M31*	*4V4*	170	0	—	—	—
			Summe	712	2	0	—	—
Nr. 13 *4-verum × 2-Mollugo*	1935	*4V2*	*2M2*	158	0	—	—	—

[1] Von diesen wurden 10 seziert, sie enthielten alle gut entwickelte Embryonen.

[2] Diese Pflanze ist stark parthenokarp.

Kombinationstypus	Versuchsjahr	Mutterpflanze	Vaterpflanze	Gesamtanzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl reifer Samen	Anzahl keimfähiger Samen	Anzahl der erhaltenen vitalen Pflanzen
Nr. 14 *4-Mollugo × 2-verum*	1934	*4M25*	*2V1b*	46	0	—	—	—
	1935	*4M25*	*2V1a*	82	0	—	—	—
	»	*4M26*	*2V1a*	40	0	—	—	—
			Summe	168	0	—	—	—
Nr. 15 *2-verum × 4-Mollugo*	1935	*2V6*	*4M19*	114	0	—	—	—
Nr. 16 u. 17 *6-Mollugo × 2-verum, 6-Mollugo × 4-verum*	Siehe Nr. 4!							
Nr. 18 *2-verum × 6-Mollugo*	1934	*2V1a*	*6Mo*	58	0	—	—	—
	1935	*2V6*	»	101	0	—	—	—
			Summe	159	0	—	—	—
Nr. 19 *4-verum × 6-Mollugo*	1934	*4V2*	*6Mo*	106	0	—	—	—
	1935	*4V4*	*6M26*	54	0	—	—	—
			Summe	160	0	—	—	—
Nr. 20 *2 Mollugo × 2MV*	1933	*2M32*	*2MV1a*	40	18	3	0	—
	»	*2M32*	*2MV1b*	84	39	1	1	1[1]
	1934	*2M8*	*2MV2*	108	42	0	—	—
	»	*2M9*	*2MV4*	154	63	0	—	—
			Summe	386	162	4	1	1[1]
Nr. 21 *2MV × 2-Mollugo*	1933	*2MV1a*	*2M32*	112	2	0	—	—
Nr. 22 *4-Mollugo × 2MV*	1933	*4M22*	*2MV1a*	102	17	14	7	6
	»	»	*2MV1b*	20	2	0	—	—
	»	»	*2MV?3*	164	96	74	59	51
			Summe	286	115	88	66	57

[1] Erwies sich als tetraploid.

Kombinationstypus	Versuchsjahr	Mutterpflanze	Vaterpflanze	Gesamtanzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl reifer Samen	Anzahl keimfähiger Samen	Anzahl der erhaltenen vitalen Pflanzen
Nr. 23 *2MV × 4-Mollugo*	1933	*2MV1a*	*4M22*	38	1	1	1	1
	»	*2MV1a*	*4M25*	132	26	14	12	12
	»	*2MV1b*	»	252	63	44	35	35
	»	*2MV1c*	»	56	19	10	9	9
			Summe	478	109	69	57	57
Nr. 24 *6-Mollugo × 2MV*	Siehe Nr. 4!							
Nr. 25 *2MV × 6-Mollugo*	1933	*2MV1a*	*6Mo*	164	48	0	—	—
	1935	*2MV4*	*6M26*	86	54	0	—	—
			Summe	250	102	0	—	—
Nr. 26 *2-verum × 2MV*	1933	*2V1a*	*2MV1a*	16	0	—	—	—
	»	*2V6*	*2MV2a*	106	1	0	—	—
			Summe	122	1	0	—	—
Nr. 27 *2MV × 2-verum*	1933	*2MV1a*	*2V1a*	96	0	—	—	—
Nr. 28 *4-verum × 2MV*	1933	?	*2MV1a*	130	16	11	4	3
	1934	*4V2*	*2MV4*	104	31	28	15	15
			Summe	134	47	39	19	18
Nr. 29 *2MV × 4-verum*	1933	*2MV1c*	*4V2*	78	7	4	4	4
	»	*2MV1c*	♂	32	0	—	—	—
			Summe	110	7	7	4	4
Nr. 30 *4-Mollugo × 2MV*	Mehrere solche Kombinationen sind durchgeführt worden. Der Effekt ist zwischen 0 und za. 60 %.							
Nr. 31 *2MV × 4-Mollugo*	D:o.							
Nr. 32 *2MV × 2MV*	1934	*2MV1a*	*2MV3*	184	37	28	28	28
	»	*2MV1a*	*2MV*	72	12	7	6	6
	1935	*2MV4*	*2MV5*	360	123	90	71	68
		2MV5	*2MV4*	588	212	163	118	112
			Summe	1 204	384	288	223	214

Kombinationstypus	Versuchsjahr	Mutterpflanze	Vaterpflanze	Gesamtanzahl Samenanlagen in den kastrierten und pollinierten Blüten	Fruchtansatz	Anzahl reifer Samen	Anzahl keimfähiger Samen	Anzahl der erhaltenen vitalen Pflanzen
Nr. 33 Andere Artkreuzungen vom Typus 2n × 2n	1935	*2M8*	*2F2*[1]	88	0	—	—	—
	»	*2V1a*	*2G3*	38	7	7	5	1
	»	*2V1a*	*2G7*	34	6	5	4	1
	»	*2G6*	*2M9*	40	0	—	—	—
	»	*2G9*	*2V1a*	138	14	1	0	—
	»	*2S10*	*2V3*	40	7	7	0	—
	»	*2S10*	*2V1a*	54	0	—	—	—
Nr. 34 Andere Artkreuzungen vom Typus 4n × 4n	1935	*4M22*	*4L3*	34	0	—	—	—
	»	*4M26*	*4L1*	36	5	1	1	1
	»	*4M23*	*4G-Bonn*	242	7[2]	4	1	0
	»	*4M25*	»	58	2	2	1	0
	»	*4V12*	*4L3*	152	15	10	1	0
	»	*4V12*	*4G-Bonn*	170	10	2	0	—
	»	*4V7*	»	56	0	—	—	—
	»	*4L3*	*4M25*	108	1	1	1	1
	»	»	*4M-Berg*	82	7	7	0	—
	»	»	*4V12*	106	17	17	0	—
	»	»	*4G-Bonn*	56	5	5	0	—
Nr. 35 Andere Artkreuzungen vom Typus 2n × 4n	1935	*Kitaibelianum*	*4V1*	124	0	—	—	—
	»	»	*4V*	154	0	—	—	—
	»	»	*4M*	174	0	—	—	—
	»	»	*4L*	106	0	—	—	—
	»	*2G6*	*4G-Bonn*	64	21[3]	0	—	—
	»	*2S10*	*4-laevigatum*	178	9	0	—	—
Nr. 36 Andere Artkreuzungen vom Typus 4n × 2n	1935	*4L3*	*Kitaibelianum*	96	0	—	—	—
	»	*4V12*	»	48	0	—	—	—
	»	*4-laevigatum*	*2S10*	222	0	—	—	—

[1] *F* = *Galium flavicans*, *G* = *Asperula glauca*, *S* = *Galium silvaticum*, *L* = *Galium lucidum*.

[2] Zwei von diesen wurden seziert, sie enthielten gutentwickelte Embryonen.

[3] Vier von diesen wurden seziert, sie enthielten gutentwickelte Embryonen und schlecht entwickelte Endosperme.

Nach 2 Tagen. Auf der Narbe keine Pollenreste. Nirgend im Stempelgewebe Callosepfropfen nachweisbar.

Nach 4 Tagen. D:o. Sämtliche Ovula geschrumpft. Die Griffel noch vorhanden.

Kreuzbestäubung.

Nach 1 Tag. Callosepfropfen in reichlicher Menge in Narbe, Griffel und Scheidewand.

Nach 2 Tagen. D:o. In vereinzelten Fällen sind auch Callosepfropfen in der Mikropyle wahrzunehmen. Junge oder etwas ältere nukleare Endosperme vorhanden. Das Proembryo selten 1-zellig, öfter 2-4-zellig. Die Griffel sind meistens abgefallen (Fig. 49 a).

Nach 4 Tagen. Za. 50 % der Ovula sind geschrumpft. In den übrigen wohlentwickelte Endosperme, die eben begonnen haben, an den noch vorhandenen Antipoden vorbeizuwachsen (siehe S. 245). Vielzellige Proembryo mit beginnender Haustoriumentwicklung oder bis zu 4-zelliger Embryo-, dessen Suspensor verhältnismässig wohlentwickelte Haustorien hat (Fig. 49 c).

Nach 7 Tagen. Wohlentwickeltes Endosperm. Die Keimblätter haben soeben begonnen, sich herauszudifferenzieren.

Nach 21 Tagen. Wohlentwickeltes »konkaves» Endosperm (siehe S. 246). Wohlentwickelter Embryo mit kräftig entwickelten Keimblättern (Fig. 50 b).

Kombination ***4M*** × ***2M*** (M : En : Em = 4 : 5 : 3).

(Für den Versuch wurden die Pflanzen *4M10*, *2M18*, *2M23* verwendet.)

Nach 1 Tag. Zahlreiche Callosepfropfen wurden in Narbe, Griffel und Scheidewand angetroffen.

Nach 2 Tagen. D:o In vereinzelten Fällen werden Callosepfropfen auch in der Mikropyle angetroffen. Die Endosperme sind etwas weniger entwickelt als bei der vorigen Kombination. Wände werden früher angelegt, als ich es jemals bei einem Galieen-Repräsentanten beobachtet habe. Ob dies mit der Triploidie oder mit einem mangelnden Gleichgewicht zwischen den Geweben zusammenhängt, lässt sich nicht entscheiden (vgl. jedoch BERGMAN 1935 a, der nukleares Endosperm bei sexuellem diploidem *Hieracium umbellatum,* aber zellulares bei einem triploiden apomiktischen Individuum fand). Der Proembryo 1-, 2-, selten bis zu 4-zellig. Die Griffel sind in der Regel abgefallen (Fig. 49 b).

Nach 4 Tagen. Die Ovula nun in etwa 50 % der Fälle geschrumpt. Endosperm und Embryo nur unbedeutend weniger entwickelt als bei der vorigen Kombination. Der Proembryo 4-16-zellig. In den mehrzelligeren beginnt die Haustorienentwicklung. In der Kombination *4M10* × *2M18* wurde ein Fall mit nur 2-zelligem Proembryo angetroffen. Ob diese Kombination sich etwas langsamer als die andere entwickelt, lässt sich nicht sicher entscheiden (Fig. 49 d).

Fig. 49. Endosperm- und Embryosackentwicklung nach Kreuzung von *Galium Mollugo*-Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades miteinander. a $4M \times 4M$ nach 2 Tagen, b $4M \times 2M$ nach 2 Tagen, c $4M \times 4M$ nach 4 Tagen, d $4M \times 2M$ nach 4 Tagen, e $4M \times 6M$ nach 4 Tagen, f $4M \times 2M$ nach 7 Tagen, g—i $2M \times 4M$ nach 7 Tagen, j $2M \times 6M$ nach 7 Tagen, k $4M \times 6M$ nach 7 Tagen. (a—f Okular 15×, Objektiv Nr. 40, g—k Okular 7×, Objektiv Nr. 40.)

Nach 7 Tagen. Das Endosperm scheint in seiner Entwicklung stehengeblieben zu sein, es hat noch nicht die Entwicklung wie bei der vorigen Kombination nach 4 Tagen erreicht. Der Embryo hat sich jedoch weiter entwickelt, aber durchaus nicht so weit, wie bei der vorigen Kombination. Er besteht aus einem Suspensor mit

beginnender Haustoriumentwicklung und einer wenigzelligen Embryonalkugel (Fg. 49 f).

Nach 14 Tagen. Die grosse Mehrzahl der Ovula sind geschrumpft. Einige haben jedoch einen nachweisbaren Inhalt, welcher zeigt, dass weder das Endosperm noch der Embryo sich weiter entwickelt haben.

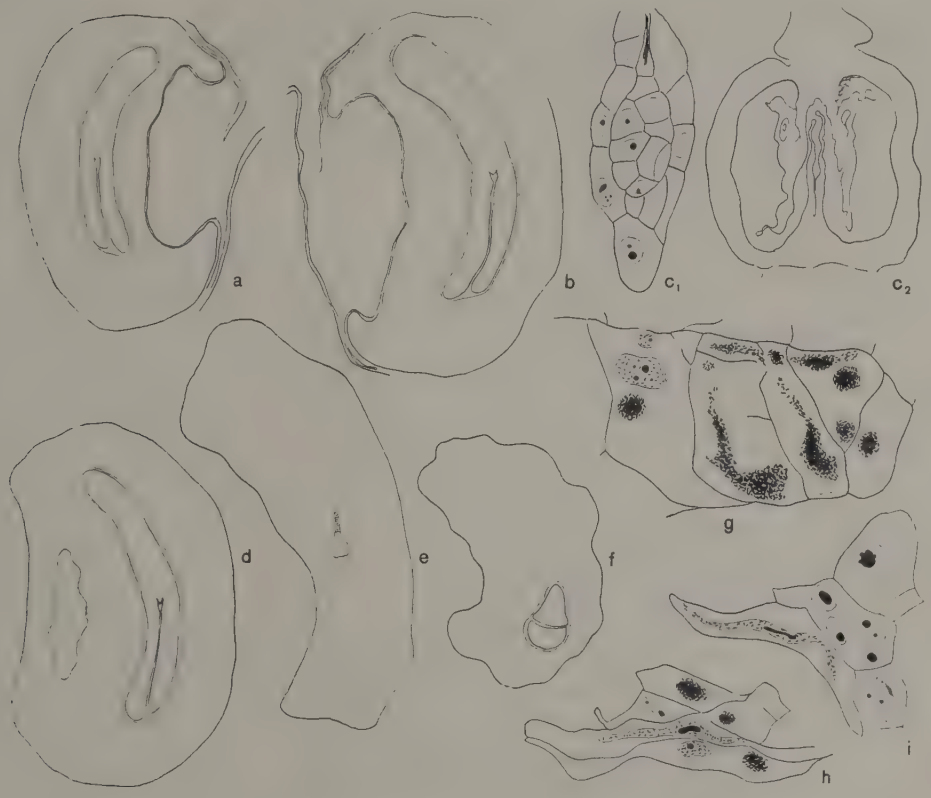


Fig. 50. Endosperm- und Embryoentwicklung nach Kreuzung von *Galium Mollugo*-Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades miteinander. a $2M \times 4M$ nach 14 Tagen, b $4M \times 4M$ nach 21 Tagen, c $4M \times 2M$ nach 25 Tagen, d $2M \times 6M$ nach 21 Tagen, e $4M \times 6M$ nach 21 Tagen, f $2M \times 6M$ nach 21 Tagen, g—i anormale Kerne in Teilung und in Ruhe bei dem $2M \times 4M$ Endosperm nach 7 Tagen (dasselbe Endosperm wie in Fig. 49 i). (a—b, d, f Okular 7 ×, Objektiv Nr. 8, e Okular 7 ×, Objektiv Nr. 40, c Okular 15 ×, Objektiv Nr. 40, g—i Okular 25 ×, Objektiv 1/12.)

Nach 21 Tagen. D:o.

Nach 25 Tagen. D:o. Endosperm und Embryo sind nun meistens ganz degeneriert. Die Ovula nun stark geschrumpft. Die wenigen Embryonen und Endosperme, die jetzt beobachtet werden können, machen den Eindruck geringer Vitalität (Fig. 50 c).

29 Tage und älter. Sämtliche Ovula vollständig vertrocknet.

Kombinationen { ***2M*** × ***4M*** (M:En:Em = 2:4:3), ***2M*** × ***6M*** (» = 2:5:4), ***4M*** × ***6M*** (» = 4:7:5) } Diese Kombinationen werden zusammen behandelt, weil das Resultat derselben das gleiche ist.

(Für den Versuch sind die Pflanzen *4M10, 4M17, 2M23, 2M40, 6M57* verwendet worden.)

Nach 1 Tag. Zahlreiche Callosepfropfen in Narbe, Griffel und Scheidewand.

Nach 2 Tagen. Das Endosperm hat sich zu teilen begonnen. In den meisten Fällen ist, der zerstörten Synergide und den Pollenschlauchresten nach zu urteilen, Befruchtung soeben erfolgt. Nur wenige von den Griffeln sind abgefallen.

Nach 4 Tagen. In der Kombination *2M23* × *4M10*, die in den ersten Tagen nicht untersucht worden ist, sind sämtliche Ovula geschrumpft. Die Präparate, die von der Kombination mit *2M40* herstammten, sind leider verunglückt, die Beschreibung hier gilt demnach nur für die Kombinationen *2M* × *6M* und *4M* × *6M*. Za. 50 % der Ovula sind geschrumpft. Die Endosperme können einkernig, relativ vielzellig oder in dieser Hinsicht intermediär sein. Der Embryo kann 1-zellig, wenigzellig oder ein relativ weit vorgeschrittener Proembryo mit beginnender Haustoriumbildung sein. Zum Unterschied von den oben beschriebenen Kombinationen liegt hier also eine Variation vor. Die Griffel sind abgefallen (Fig. 49 e).

Nach 7 Tagen. (Die Kombination *2M23* × *4M10* wird hier nicht weiterbeschrieben.) Za. 50 % der Ovula sind völlig geschrumpft. Die schon nach 4 Tagen nachweisbare Variation tritt hier stark hervor. Die Endosperme sind in der Regel voluminöse Bildungen. Die meisten derselben sind indessen nicht homogen gebaut, sondern bestehen aus Zellen mit sehr verschiedener Chromosomenzahl. Störungen in der Wandbildung nach der Teilung der Endospermzellen sind gewöhnlich. Kernfusionen, oft zwischen einer grossen Anzahl Kerne, werden häufig angetroffen. Diese heterogen aufgebauten Endosperme sind stark plasmolysiert und verdreht. Bei Teilungen im Endosperm, dessen Zellen von sehr verschiedener und unregelmässiger Form sind, sind in der Kombination *2M* × *4M* Platten mit sehr niedrigen Chromosomenzahlen zu sehen, solche, die vielleicht nur 11 Chromosomen enthalten. Bei Teilung der Chromosomenmassen, die durch die Kernfusion zusammengeführt worden sind, wird die Metaphasenplatte oft in mehreren Ebenen gedreht, weshalb eine multipolare Teilung bisweilen mit Herabsetzung der Chromosomenzahlen vorkommt; auf diese Weise ist vielleicht die niedrige Zahl zustande gekommen. In diesen heterogenen Endospermen ist der Embryo verschieden weit in der Entwicklung gelangt, jedoch nicht über das Proembryostadium hinaus. Der Proembryo kann 1- bis 10-

zellig sein und beginnende Haustoriumbildung aufweisen. Die homogenen Endosperme, die noch voluminöser erscheinen, was vermutlich nur darauf beruht, dass sie nicht plasmolysiert und deformiert sind, enthalten Embryonen, die soeben die Herausdifferenzierung der Keimblätter begonnen haben. Die Haustorien des Suspensors sind hier sehr wohlentwickelt, ja, stärker entwickelt, als ich es jemals bei einem *Galium Mollugo*-Typ beobachtet habe (Fig. 49 e, g—j, 50 g—i).

Nach 14 Tagen und älter. Die meisten Ovula sind völlig geschrumpft. Vereinzelte Ovula enthalten ein wohlausgebildetes »konkaves» Endosperm von völlig normalem Aussehen. Der Embryo ist auch normal, in seiner Entwicklung weit vorgeschritten und mit grossen Keimblättern versehen (Fig. 50 a, d—f).

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass der Fruchtansatz, der den Tabellen nach bei dem Kombinationstyp vielchromosomig × wenigchromosomig, nicht aber bei dem reziproken Typ beobachtet wurde, kein Zeichen einer reichlicheren Embryobildung ist, sondern eher auf eine Tendenz bei dem Fruchtknoten hinweist, sich zu entwickeln ohne dass die Embryonen vital bleiben. Die anatomische Untersuchung zeigt deutlich zwei Sachen: einmal dass haploide, diploide und triploide Pollenkörner keimen und deren Schläuche wenigstens annähernd (ein Umstand, der darauf hindeutet, dass in einer tetraploiden Narbe ein diploider Schlauch rascher wächst als ein triploider, wenn beide gleichzeitig anwesend sein, wurde auf S. 374 angeführt) ebenso gut und ebenso rasch in diploidem wie in tetraploidem Stempelgewebe wachsen, und zweitens dass Befruchtung und Beginn der primären Teilungen in Endosperm und Embryo gleich oft bei den Kombinationstypen 2n × 2n, 4n × 4n und 4n × 2n wie bei 2n × 4n, 2n × 6n und 4n × 6n geschehen. Ein deutlicher Unterschied zwischen diesen Kombinationen macht sich schon 2 Tage nach der Bestäubung (bei sämtlichen Kombinationen ist dann Befruchtung bereits erfolgt, sie dürfte zwischen dem ersten und dem zweiten Tage stattfinden) in der Weise bemerkbar, dass der Kombinationstyp vielchromosomig × wenigchromosomig in seiner Entwicklung, verglichen mit der Kombination, in welcher beide Eltern dieselbe Chromosomenzahl haben, etwas verspätet ist; die Kombination wenigchromosomig × vielchromosomig zeigt zum Unterschied von dem »legalen» Kombinationstyp eine bedeutende Variation in der Entwicklung von Embryo und Endosperm. Nach dem 4. Tage hört die Weiterentwicklung von Endosperm und Embryo auf (Tabelle XX deuten darauf, dass dies nicht immer der Fall ist), worauf Degeneration erfolgt, wenn die Mutter eine höhere Chromosomenzahl hat als der Vater. Bei der reziproken Kombination zeigen in der Zeit von 4. bis 7. Tage die verschiedenen Ovula eine noch stärkere Variation in der Entwicklung, nur einige wenige von den Ovula entwickeln vital bleibenden Inhalt. Ob die dem embryologischen Befund nach normalen Embryonen wirklich intermediäre Chromosomenzahl haben, ist nicht sicher (siehe die Tabelle auf S. 382), bei einigen derselben ist das jedoch zweifellos der Fall (siehe S. 332). Ein positives Resultat der

Kreuzung von derselben Art angehörigen, aber verschiedene Chromosomenzahlen aufweisenden Typen wird bei den Galieen am leichtesten erreicht, wenn der Typ mit niedrigerer Chromosomenzahl als Mutterpflanze fungiert. Auch diese Kombination ist aber schwer positiv durchzuführen, es sind also bei den Galieen die intraspezifisch polyploiden Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades durch Sterilitätsbarrieren wohl voneinander geschieden (vgl. MÜNTZING 1930 a, 1933 u. 1936).

In der Tabelle über die Kombination $4M \times 2M$ macht sicht ein vielleicht genetisch bedingter Unterschied im Ausfall der Bestäubungsversuche geltend. Der einzige Fall, wo bei diesem Kombinationstyp ein positives Resultat in Form von reifen Samen erhalten wurde, ist der, wo die Pflanze *4M23* als Mutterpflanze fungiert hat. Inwieweit Selbst- und Kreuzungssterilitätsgene auf die Resultate einwirken können, lässt sich zurzeit nicht überblicken. Es dürfte jedoch kein Zweifel darüber obwalten, dass sie einwirken müssen. Vielleicht ist das Ausbleiben der Embryobildung bei der Kombination $2M23 \times 4M10$ dahin zu rechnen, doch bedarf dies einer weiteren Untersuchung.

In den Tabellen zeigt es sich, dass das Resultat bei Kombinationen, in die *Galium verum* als Bestandteil eingeht, selten ein gutes ist. Es ist dies vermutlich auf die reichlichen Störungen in der Sporogenese bei den *verum*-Typen zurückzuführen. Beachtung verdient die Tatsache, dass *2MV* leicht mit *4V* und *4M* rückzukreuzen ist, bedeutend leichter als diese sich miteinander kreuzen lassen, woraus u. a. hervorgeht, dass die Schwierigkeit, *4M* und *4V* zu kreuzen, nicht allein auf den Aberrationen der Sporogenese bei der letzteren Form beruht. Kreuzung von Galieenarten, wobei die Kontrahenten verschiedene Chromosomenzahlen haben, hat sich auch als wenig lohnend erwiesen. Es ist klar, dass, wenn verschiedene Galieenarten mit verschiedenen Chromosomenzahlen miteinander gekreuzt werden, das Resultat durch zwei Faktoren erschwert wird: die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen und die qualitative Verschiedenheit der betreffenden Arten.

Die Diskussion, zu der ein Vergleich zwischen dem Resultat dieses Kapitels und ähnlichen, bei anderen Pflanzengattungen nachgewiesenen Fällen Anlass geben kann, wird unten in Teil IV, Kap. VIII gegeben werden.

VIERTER TEIL.

Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme.

KAPITEL I.

Auto- und Allopolyploidie, intra- und interspezifische Polyploidie, Auto- und Allosyndese, intra- und interspezifische Chromosomenbindung – eine Erörterung einiger terminologischen Fragen.

Von Polyploidie pflegt man zwei Arten zu unterscheiden: Auto- und Allopolyploidie (KIHARA u. ONO 1926). Eine andere Einteilung lässt sich, wie HEILBORN (1934) bemerkt, auf Grund der Entstehungsweise vornehmen. Man kann danach unterscheiden zwischen Polyploidie, entstanden durch somatische Verdoppelung, und Polyploidie, entstanden durch Vereinigung von Gameten mit unreduzierter Chromosomenzahl (= gametische Verdoppelung). In seiner zusammenfassenden Abhandlung über Autopolyploidie 1936 bedient sich MÜNTZING des Begriffs intraspezifische Polyploidie, ein Ausdruck, der auch schon früher Anwendung gefunden hat. Gemeint ist hiermit natürlich das Auftreten von Typen mit verschiedenen Vielfachen einer Grundzahl innerhalb einer und derselben Art.

In der vorliegenden Abhandlung habe ich es bisher absichtlich vermieden, die Ausdrücke Auto- und Allopolyploidie anzuwenden. In meiner vorläufigen Mitteilung 1934 behauptete ich, dass die Polyploidie bei *Galium Mollugo, verum* usw. als Autopolyploidie zu bezeichnen wäre. Ich fasste nämlich damals Autoploidie als völlig identisch mit dem in die jetzige Abhandlung verwendeten Begriff intraspezifische Polyploidie. War dies richtig? Um dies zu entscheiden, müssen die Ausdrücke erst einer gründlichen Definition unterzogen werden.

KIHARA und ONO (1926) führten, teilweise von NEMEC dazu angeregt, die Begriffe Auto- und Allopolyploidie ein. Sie definierten und exemplifizierten diese Ausdrücke folgendermassen: »Unter Polyploidie müssen wir heute zwei verschiedene Erscheinungen unterscheiden, nämlich die Autopolyploidie und die Allopolyploidie. Unter Autopolyploidie versteht man die Verdoppelung desselben Chromosomensatzes; unter Allopolyploidie die durch das Zusammenkommen verschiedener Chromosomensätze auf dem Wege der Bastardierung erfolgte Chromosomenvermehrung. Als Beispiele der ersten können wir WINKLERS Gigas-Formen von *Solanum* (1916), LJUNGDAHLS *Papaver*-Arten (1924) und die künstlich erzeugten Gigas-Formen mit doppelten Chromosomensätzen angeben.

Hier gibt es bei der Reduktionsteilung sowohl Allosyndese wie Autosyndese (nach LJUNGDAHL 1924). Allopolyploidie kommt auch häufig vor, z. B. bei *Rosa* (TÄCKHOLM 1922), *Triticum* (SAX 1924, KIHARA 1924) und *Aegilotricum* TSCHERMACK und BLEIER 1926). — — — Bei der Reduktionsteilung allopolyploider Kerne gibt es ausschliesslich Allosyndese.» Die Definition ist etwas vag. Die Verwendung der Ausdrücke wird davon abhängen, wie man die Begriffe »derselbe Chromosomensatz» und »verschiedene Chromosomensätze» auffasst.

Verschiedene Forscher haben nun den ebengenannten Begriffen verschiedene Bedeutung beigelegt und sind so dazu gekommen, die Ausdrücke Auto- und Allopolyploidie verschieden zu verwenden. MÜNTZING (1936) gibt eine diesbezügliche Zusammenstellung, weshalb es hier unnötig ist, alle die betreffenden Autoren mit Belegen hier aufzuführen. MÜNTZINGs eigene Definition ist folgende: »The genoms of autopolyploids are structurally identical but may be genetically different. In connection with this structural identity the corresponding (homologous) chromosomes of different genomes have an equal capacity of pairing and crossing over with each other in any combination. Allopolyploidy, on the contrary, involves structural differences between some of the genoms». Müntzing fügt hinzu: »I am aware that the two categories, gene differences and structural differences, can not be sharply distinguished, but at any rate the definition given may have a temporary value and correspond to the opinion now generally prevailing.» MÜNTZINGs Definition ist ja völlig klar, ihre Anwendung aber, wie er selbst zugibt, schwierig.

LILIENFELD (1936), ein Vertreter der um KIHARA gebildeten Schule, erörtert in der Einleitung einer Arbeit über *Fragaria* den Sinn der Definition KIHARAs und ONOs. Er schreibt: »Dieser Einteilung liegen zugrunde die Homologieverhältnisse zwischen den die n-Chromosomengarnitur einer polyploiden Pflanze zusammensetzenden Genomen. Sind diese alle homolog, so liegt Autopolyploidie vor; sind sie so weit differenziert, dass sie als nicht-homolog zu gelten haben, so haben wir es mit Allopolyploidie zu tun. Unter zwei homologen Genomen sind solche zu verstehen, deren Chromosomen in der Meiosis stets paarweise zu echten (»festen») Gemini zusammentreten und — ohne Beeinträchtigung der Lebensfähigkeit der Gameten bzw. der aus ihrer Verbindung resultierenden Zygoten — austauschbar sind.» (Dazu in Anm. 1: »Soweit die Homologie als Ursache in Frage kommt. Eine durch Gene verursachte Beeinträchtigung der Fertilität ist von der auf Homologiedifferenzen zurückzuführenden streng zu scheiden.») Das hier Gesagte ist aus der von KIHARA und ONO gegebenen Definition nicht direkt herauszulesen, steht aber einigermassen im Einklang mit ihren Beispielen.

Volle Übereinstimmung mit KIHARA und ONO kann man nicht erhalten, weil ihr erster Satz: Autopolyploidie = Verdoppelung desselben Chromosomensatzes, Allopolyploidie = Verdoppelung verschiedener zusammengekommener Chromosomensätze, und ihr zweiter Satz: im autopolyploiden Kerne gibt es sowohl Allosyndese wie Autosyndese, im allopolyploiden Kerne gibt es ausschliesslich Allosyndese, nicht ganz im Einklang stehen. Weil man nicht durch

Anwendung des ersten Satzes eine Definition, womit man arbeiten kann, erreicht, definiere ich die Begriffe, so dass sie mit dem zweiten Satz zusammenklingt. Allopolyploide stellen »Verdoppelungen» von Bastarden dar, bei denen die Syndese vollständig aufgehoben ist, Autopolyploide dagegen stellen »Verdoppelungen» von Typen, seien es nun Arten oder Bastarde, dar, bei denen Syndese vorliegt. (In allen Fällen natürlich vorausgesetzt »normale» genetische- und Milieuverhältnisse.)

In der Definition muss die Scheidung von Auto- und Allopolyploidie streng durchgeführt werden, bei der »Stammform» der Autopolyploiden finden sich jedoch verschiedene Grade von Syndese, von absoluter bis zu mehr oder minder schwacher. LILIENFELD will, wenn nur 1 oder 2 Chromosomenpaare sich zuweilen asyndetisch verhalten, von Autopolyploidie, wenn aber die Asyndesefrequenz stärker ist, von Allopolyploidie sprechen. Dies scheint mir aber wenig glücklich zu sein. Bei den Autopolyploiden könnte man vielmehr Klassen verschiedenen Autopolyploiditätsgrades unterscheiden und von absoluter Autopolyploidie reden, wenn die »Grundform» nicht erniedrigte Syndese zeigt. Ob dann streng genommen überhaupt Allopolyploidie vorhanden ist, ist fraglich, viele Typen können jedoch praktisch als solche bezeichnet werden. Auch unter den praktisch als absolut Autopolyploide bezeichneten Typen kann in Wirklichkeit der Autopolyploiditätsgrad verschieden sein, nähmlich wenn die »Grundformen» verschieden gesenkte Chiasmafrequenz aufweisen.

Am besten wäre es vielleicht, bei den Polyploiden nur von verschiedenem Autopolyploiditätsgrad zu sprechen. Die Einführung des Ausdrucks Allopolyploidie bedeutet realiter die Anwendung eines Namens für den Nullpunkt einer von 100 % nach Null hin abnehmenden Skala. Der Ausdruck absolute Autopolyploidie bezeichnet dann praktisch das Gebiet unmittelbar am 100-Punkt.

Im vorstehenden ist natürlich nicht darauf Rücksicht genommen worden, ob innerhalb der Chromosomen einer Art ein Austausch oder eine Inversion von Chromosomenteilen stattgefunden hat. Diese Fälle brauchen hier nicht behandelt zu werden.

Es liegt ein Bedürfnis vor Polyploiditätsklassen auf Grund der Chromosomenbindungsverhältnisse zu unterscheiden. Eine ganz andere Einteilung der Polyploiden ist die in intra- und interspezifischer Polyploidie. Die Begriffe bedürfen kaum einer besonderen Definition. Intraspezifische Polyploidie liegt vor, wenn die n-Chromosomengarnitur zusammensetzenden Genome von derselben Art herstammen, interspezifische, wenn sie von zwei oder mehr Arten herstammen. Diese Ausdrücke decken demnach die Ausdrücke Auto- und Allopolyploidie, wie sie tatsächlich von mehreren Forschern in letzter Zeit verwendet worden sind, nicht aber, wie diese letzteren Begriffe hier abgegrenzt worden sind. Die Begriffe intraspezifische und interspezifische Polyploidie sind völlig anwendbar, sie gründen sich auf unseren Artbegriff und leiden daher lediglich an einer Schwäche, nämlich derselben Schwäche wie eben unser Artbegriff. Ob man gewisse Polyploide als inter- oder als intraspezifisch auffasst, hängt davon ab, ob man sie und ihnen nahestehende Diploide als einer und derselben Art angehörig betrachtet oder nicht. Als Beispiele einer solchen

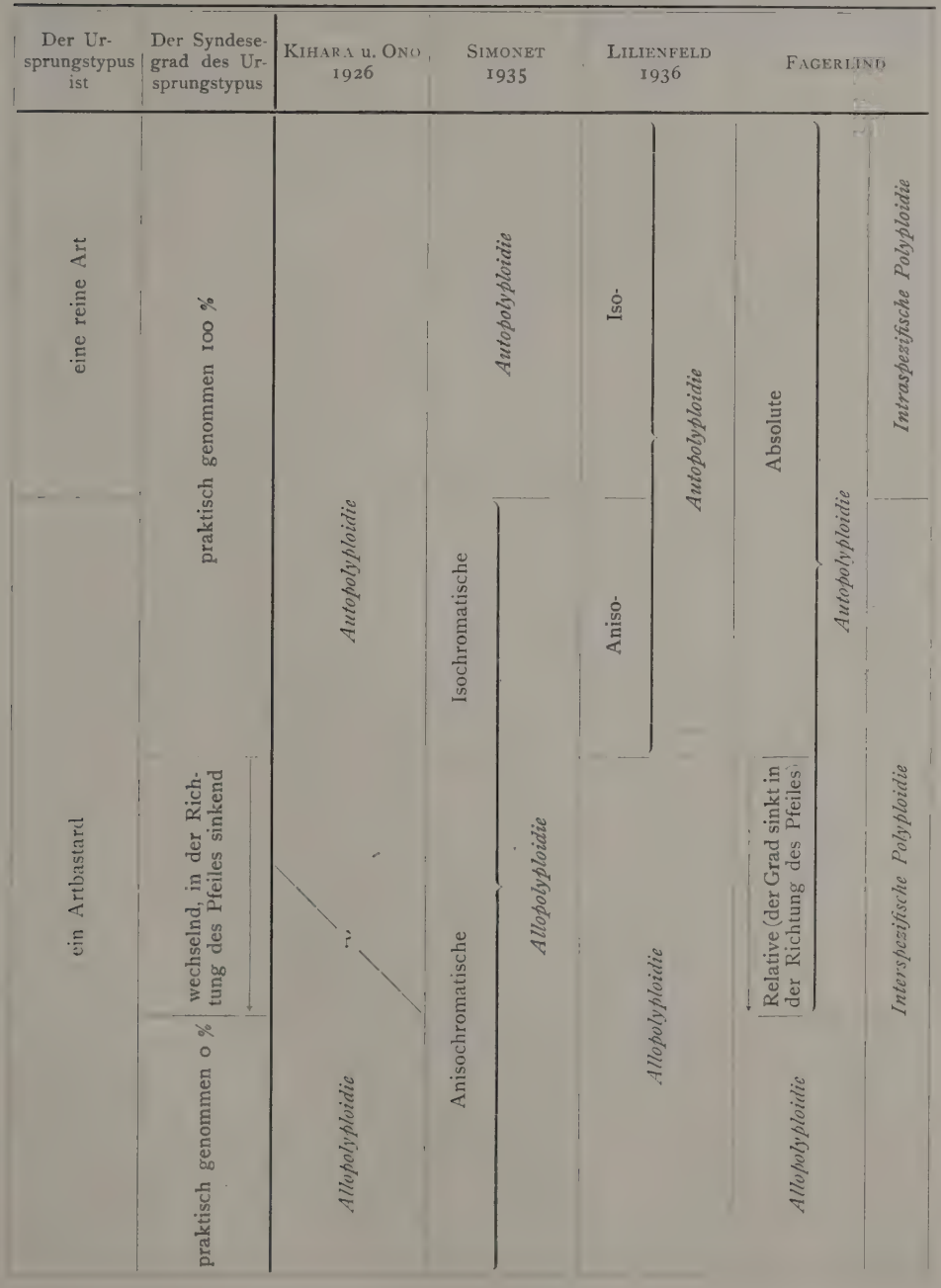
verschiedenen Auffassung seien genannt *Dactylis glomerata* im Verhältnis zu *D. Aschersoniana, Crepis rubra* im Verhältnis zu *C. foetida, Empetrum nigrum* im Verhältnis zu *E. hermaphroditum, Galium Vaillantii* im Verhältnis zu *G. aparine, Galium elongatum* im Verhältnis zu *G. palustre* (vgl. ausser verschiedenen Floren ENGLER u. PRANTL, POOLE, MÜNTZING, HAGERUP, ARWIDSSON). Deklariert man jedoch gleichzeitig mit der Behandlung eines Falles, wie man das gegenseitige Verhältnis der betreffenden Arten innerhalb der fraglichen Artengruppe auffasst, so stösst die Verwendung dieser Ausdrücke auf keine Schwierigkeiten.

Es fragt sich nun, in welchen Beziehungen Allo- und Auto-, interspezifische und intraspezifische Polyploidie zueinander stehen. Sämtliche Fälle von intraspezifischer Polyploidie sind Autopolyploidie und zwar absolute. Die interspezifischen können dagegen stark oder schwach autopolyploid oder allopolyploid sein.

LILIENFELD (1936) schlägt, obwohl »eigentlich kein triftiger Grund für eine scharfe Trennung der beiden Abarten der Autopolyploidie vorliegt», eine Aufteilung der Autopolyploiden in Iso- und Anisoautopolyploidie vor. »Bei der ersteren besteht die n-Chromosomengarnitur aus homologen und betreffs der Faktoren identischen Genomen. Bei den letzteren setzt sie sich aus homologen, aber nicht identischen Genomen zusammen, zwischen denen Faktorendifferenzen bestehen.» Die Definition ist klar und deutlich; wenn man sie wörtlich nimmt, besagt sie, dass Isoautopolyploide Polyploide, entstanden aus absolut homozygoten Diploiden, sind. Als Beispiel hierfür könnten demnach nur die tetraploiden Tomaten angeführt werden, die aus haploiden über eine diploide Form durch wiederholte Dekapitation erhalten worden ist (LINDSTROM & HUMPHREY 1933), und dies nur unter der Voraussetzung, dass währenddessen kein einziger Faktor Gegenstand einer Mutation gewesen sind. Dies ist jedoch keineswegs LILIENFELDS Meinung. »Aus dieser Definition geht hervor, dass Isoautopolyploide nur aus reinen Linien diploider Pflanzen zu erhalten sind.» Wass will er hiermit sagen? Unter einer »reinen Linie» versteht offenbar LILIENFELD ganz einfach alle Individuen, die einander so nahe stehen, dass sie zu einer Art in LINNÉs Sinne zusammengefasst werden können. LILIENFELD versucht unabhängig von dem Artbegriff zu arbeiten: »Der Genetiker hat sich deshalb längst von den Anschauungen des Systematikers unabhängig gemacht, indem er, dem Beispiele von NÄGELI folgend, von Sippen spricht, ohne Rücksicht auf die systematische Rangordnung zu nehmen. Das Urteil des Genetikers darf nicht von der notwendigerweise subjektiv gefärbten Auffassung des Systematikers beeinflusst sein, sondern muss sich auf das kreuzungsgenetische Experiment stützen. Wenn dies nachweist, dass die Genome zweier Sippen homolog sind, so ist dieser Befund ganz zuverlässig und die betreffenden Sippen — seien sie in den Augen des Taxonomikers Varietäten, Arten oder Gattungen — ganz nahe miteinander verwandt und gehören zusammen». Diese stolze Auffassung und dieser Abscheu vor den Anschauungen der Systematiker bewirkt, dass der Verfasser, der in Wirklichkeit ebensowenig wie andere ohne den LINNÉschen Artbegriff arbeiten kann, um ihn herumgeht und stattdessen von Linien, Homologie usw. spricht. Soweit ich sehen kann, versteht LILIENFELD unter Isoautopolyploidie

Tabelle XXI.

Die Abgrenzung des Auto- und Allopolyploiditätsbegriffes laut einigen verschiedenen Autoren.



intraspezifische und unter Anisoautopolyploidie interspezifische absolute Autopolyploidie.

Eine Aufteilung der Allopolyploiden (so aufgefasst, dass sie sich mit dem Begriff interspezifische Polyploide decken) schlägt SIMONET (1935) vor: »Allopolyploids isochromosomiques» sind Allopolyploide, entstanden aus diploiden Bastarden, deren Chromosomen einander so ähnlich sind, dass sie gebunden werden; »allopolyploids anisochromosomiques» sind aus diploiden Artbastarden entstanden, deren Chromosomen nicht vollständig gebunden werden.

Die Tabelle XXI gewährt eine vergleichende Übersicht über die Terminologie, die ich für die zweckmässigste halte und die sich auf den »zweiten Satz» KIHARA und ONOs stützt, und einige andere Terminologien.

Ein anderes Paar von Ausdrücken beginnt gleichfalls mehr und mehr in einem anderen Sinne als dem ursprünglichen verwendet zu werden, wodurch eine Dualität der Begriffe zustande kommt, die leicht gewisse Verwechselungen mit sich bringt. Es sind dies die Ausdrücke Autosyndese und Allosyndese. Die Ausdrücke wurden von LJUNGDAHL (1924) eingeführt. Unter Autosyndese verstand sie das Verhältnis, dass von dem einen Elter herstammende Chromosomen in der Tochtergeneration zu Gemini vereinigt wurden, unter Allosyndese, dass von den beiden Partnern eines Geminus der eine von dem väterlichen, der andere von dem mütterlichen Individuum herstammte. In einer ganzen Reihe Arbeiten über Polyploiditätsverhältnisse sind nun die Ausdrücke so verwendet worden, dass mit Autosynde Paarung von Chromosomen gemeint wird, die derselben Art angehören, mit Allosyndese Paarung von Chromosomen, die von verschiedenen Arten herstammen. In vielen Fällen kann sich dies mit der ursprünglichen Begriffsbestimmung vertragen, aber durchaus nicht immer. Für die letztgenannte Art von Syndese bedienen sich NEWTON & PELLEW, MÜNTZING und SKALINSKA der Bezeichnungen intraspezifische und interspezifische Chromosomenpaarung oder Syndese. Dieses Verfahren ist nachahmenswert und wird auch im folgenden von mir benutzt werden.

KAPITEL II.

Chromosomendiminution und Polyploidie.

Im zweiten Teil dieser Arbeit ist nachgewiesen worden, dass die Polyploiden, verglichen mit nahestehenden Diploiden oder Polyploiden niedrigeren Polyploiditätsgrades, oft kleinere Chromosomen besitzen. Es ist also klar, dass mit der Vermehrung der Chromosomenzahl eine Verkleinerung des Volumens der einzelnen Chromosomen eingetreten ist. Diese Chromosomendiminution stellt durchaus nichts Neues dar, sie ist des öfteren für verschiedene Pflanzengruppen nachgewiesen worden. Zusammenstellung über damals bekannte Fälle finden sich bei TISCHLER (1921—22) und STOLZE (1925). Einige der Angaben bei dem letzteren Verfasser erscheinen jedoch etwas dubiös.

Mit Rücksicht auf den Grad der Chromosomengrössenänderungen bei Steigerung der Chromosomenzahl teilt BRUUN (1932) die bekannten Fälle in drei Gruppen ein. Die erste Gruppe enthält die Fälle, wo keine Veränderung der Chromosomengrösse eingetreten ist. Hierher rechnet BRUUN die meisten apomiktischen Arten (eine Ausnahme bildet jedoch offenbar *Antennaria alpina,* für welche Art BERGMAN (1935 b) kleinere Chromosomen als bei nahestehenden Arten niedrigeren Polyploiditätsgrades nachgewiesen hat), ausnahmslos alle polyploiden Sektoren, alle Gigasrassen, die auf experimentellem Wege enstanden sind, die meisten kultivierten Rassen, einige polyploide Arten von *Papaver, Draba, Dactylis,* gewisse *Primula*-Arten. Zu dieser Gruppe können nun auch einige Galieen mit kleinen Chromosomen gestellt werden, nämlich *Galium aparine* und *G. parisiense.* Hierher zu rechnen ist auch das aus *Galium 4-laevigatum* neuentstandene *8-laevigatum. Sedum reflexum* dürfte, den Abbildungen bei BALDWIN (1935) nach zu urteilen, gleichfalls in diese Gruppe gehören. Ferner scheint es mir, als wenn sämtliche Gräser hierher zu stellen wären (man beachte jedoch die von LEVITSKY und KUSMINA (1927) gelieferten Abbildungen von den somatischen Chromosomen bei *Festuca arundinacea*).

Die zweite Gruppe umfasst nach BRUUN Typen, bei denen die Chromosomengrösse je nach der Zunahme der Chromosomenzahl mehr oder minder verringert ist, d. h. die grosse Mehrzahl der nicht apomiktischen polyploiden Serien, wie *Chrysanthemum, Senecio, Thalictrum* sowie innerhalb der Gattung *Primula* die Untersektionen *Eu-Farinosae* und *Candelabra.* Dieser Gruppe können nun noch weitere, später bekannt gewordene Fälle zugezählt werden: *Plantago lanceolata* (MCCULLAGH 1934; in der Gattung *Plantago* kann im übrigen kein Unterschied der Chromosomengrösse für verschiedene Arten ungleichen Polyploiditätsgrades nachgewiesen werden), *Silene ciliata* (BLACKBURN 1933; BLACKBURNs frühere Arbeiten 1928, 1931 über *Silene ciliata* zeigten dieses Verhältnis nicht so deutlich, weshalb BRUUN in seiner Einteilung *Silene ciliata* als Zwischentyp zwischen Gruppe 1 und 2 placierte), möglicherweise *Caltha palustris* (LANGLET 1932; LANGLET erwähnt, dass augenfällige Unterschiede in der Chromosomengrösse nicht existieren, seine Abbildungen sprechen aber mehr für das Gegenteil), *Aconitum* (DARLINGTON 1932, NEWTON 1936), *Helwingia ruscifolia* (WANSCHER 1933), möglicherweise *Vicia cracca* (SVESHNIKOVA 1927; die Abbildungen zeigen wenig ausgeprägte Diminution), möglicherweise *Tulipa Clusiana* (DARLINGTON 1932 bildet Platten von *2-, 4-, 5-Clusiana* ab, die letzteren mit kleineren Chromosomen, UPCOTT u. LA COUR 1936 geben dagegen an, dass polyploide *Tulipa*-Formen gleichgrosse Chromosomen wie die entsprechenden diploiden Formen haben), möglicherweise *Opuntia polycantha* (STOCKWELL 1935; die Abbildungen deuten auf Diminution, die Unterschiede sind jedoch wenig überzeugend) u. a. m. Zu dieser Gruppe gehören ferner sämtliche Galieen, mit Ausnahme des obenerwähnten *8-laevigatum* und der Arten mit kleinen Chromosomen. Eine deutliche Verkleinerung, obwohl durchaus nicht im Verhältnis zur Steigerung der Chromosomenzahl stehend, wird bei *Galium palustre* angetroffen (*8-palustre* verglichen mit *2-palustre*).

In eine dritte Gruppe stellt BRUUN *Myosotis,* bei welcher Gattung nach

WINGE (1917) die Typen mit höheren Chromosomenzahlen grössere Chromosomen aufweisen. BRUUN bemerkt jedoch, dass der Fall unsicher ist, da die untersuchten Arten weit verschieden und daher kaum vergleichbar sind. Dank GEITLERS Untersuchung (1936) dieser Gattung kann nun die ganze dritte Gruppe gestrichen werden.

Um die Verschiedenheit der Chromosomengrösse zu erklären, hat JARETZKY (1928) zu der Hypothese gegriffen, dass die niedrigeren Chromosomenzahlen aus den höheren durch Chromosomenverschmelzung entstanden seien. Träfe diese Annahme zu, so würden sich die Spaltungsverhältnisse bei den Polyploiden nicht von denen bei den Diploiden in der Weise unterscheiden, wie es in Wirklichkeit der Fall ist. Die Hypothese, die auch kaum Zustimmung von irgendwelcher Seite gefunden hat, kann daher nicht richtig sein. Ähnliche Erklärungsweisen für einzelne Chromosomen, um die Grundzahlen auf passende Werte herunterzubringen, sind von LAWRENCE (1931) und ALAM (1936) verwendet worden, ob mit Recht oder Unrecht, will ich dahingestellt sein lassen.

Trifolium minus ist ein Polyploid mit verhältnismässig kleinen Chromosomen. Als wahrscheinliche Ursache für die Entstehung der Polyploidie hier gibt BLEIER (1925) Querteilung der Chromosomen an. Die Chromosomendiminution bei Polyploidie mit Hilfe von Hypotesen zu erklären, die eine Spaltung der Chromosomen der Quere oder der Länge nach annehmen, stösst jedoch auf Schwierigkeiten. Im ersteren Falle würde die Sache nicht mit den genetischen Spaltungsverhältnissen der Polyploiden zusammenstimmen. Im letzteren wäre es unerklärlich, weshalb die Chromosomen auch kürzer werden, und weshalb die Wiedererlangung der normalen Dicke, die ja normalerweise nach jeder Chromosomenteilung erfolgt, nicht auch hier eintritt. Die einzige Erklärung ist demnach die, dass die Chromosomen einer Kontraktion in ihren sämtlichen Dimensionen unterzogen worden sind, oder dass die Menge »Matrizenmaterial» reduziert worden ist; mit einer Reduktion auch des Genmaterials (= Anzahl Gene) kann man nicht gut rechnen. Bei der folgenden Behandlung der Frage wird von der Voraussetzung ausgegangen, dass die Diminution durch Verminderung der »Chromatinmasse» (= »Matrizenmaterialmasse»), aber unter Beibehaltung der Genmasse, erreicht worden ist, eine Annahme freilich, für die ein strikter Beweis bisher nicht vorliegt, und die daher nur als eine Arbeitshypothese zu betrachten ist.

Bezüglich der Gattung *Carex* schreibt HEILBORN (1924): »The metaphase plates of the different species may be arranged in a rather continuous series (fig. 1, 2), beginning with low numbers and big chromosomes and ending with high numbers and small chromosomes. Apparently some exceptions may be found (e. g. fig. 2 b). They might depend on some specific metabolic circumstances influencing the production of chromatin, if they are not, simply, fixing artefacts. This gradual decrease in chromosome size should be regarded as an expression of a limation in the cells' capacity of producing chromatin. When the chromosome number increases, the total chromatin amount of the cell probably also increases until an upper limit is reached; later on the chromatin amount does not increase any more but the mean chromosome size decreases.» BRUUN (1931, 1932) gibt eine ähnliche Erklärung, die jedoch noch ein Moment enthält, nämlich

die Zeit: »in such a way that a certain amount of chromatin affords an optimum of efficiency and that the sudden changes of the chromatin bulk are slowly and continuously levelled out through a shifting of the moment of the beginning of anaphase in relation to the contraction process of the chromosomes at prophase and metaphase.» Diese Hypothese BRUUNs würde es erklären, weshalb eine Verkleinerung der Chromosomen nicht erfolgt ist in polyploiden Sektoren, in experimentell erzeugten Gigasformen bei Apomikten, die als phylogenetisch junge Typen betrachtet werden, usw. Für die Richtigkeit der BRUUNschen Hypothese spricht stark der Umstand, dass bei meinen sämtlichen Eugalien kleinere Chromosomen bei den Typen hohen als bei den Typen niedrigen Polyploiditätsgrades vorhanden sind, ausser gerade bei dem einzigen Individuum, das durch Chromosomenverdoppelung neuentstanden ist. Die Hypothese kann jedoch noch nicht als endgültig bewiesen angesehen werden.

Offenbar ist die Chromosomengrösse des »Grundtyps» von Bedeutung dafür, ob bei Steigerung der Chromosomenzahl eine Chromosomenverkleinerung erfolgt oder nicht. Typen mit kleinen Chromosomen *(Galium aparine, G. parisiense, Sedum reflexum)* behalten bei Steigerung der Chromosomenzahl ihre Grösse bei. Es ist ja möglich, dass die Chromosomengrösse nicht unter einen gewissen Wert heruntergebracht werden kann, dass also einer bestimmten Menge Genmaterial ein bestimmtes Minimum von Matrizenmaterial entspricht. Man muss natürlich unabhängig von der Chromosomengrösse damit rechnen, dass die Diminution verschieden in verschiedenen Gattungen oder Arten sein kann.

Man könnte vermuten, dass das Ausbleiben der Verminderung der Chromosomengrösse nach eben eingetretener Chromosomenzahlverdoppelung bei *Galium laevigatum* darauf beruhte, dass die Chromosomen bereits bei dem 4-Typ ihr Grössenminimum erreicht hätten. Dem widerspricht jedoch die Tatsache, dass dieser letztere gleich grosse Chromosomen hat wie das sehr nahestehende *Galium 4-Mollugo,* und dass bei diesem letzteren das Minimum nicht erreicht ist.

Sehr interessant ist, dass bei Kreuzung von *Galium Mollugo*-Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades die Kreuzungsprodukte Chromosomen von intermediärer Grösse erhalten (siehe S. 333). Es geht hieraus hervor, dass die in dem Kern produzierte Chromatinmenge proportional auf die darin enthaltenen Chromosomen verteilt wird.

DELAUNAY (1926) hat bei den Gattungen *Muscari, Ornithogalum* und *Bellevallia* Beobachtungen gemacht, die ihn zu der Annahme veranlasst haben, dass während der phylogenetischen Prozesse ein Veränderung der Chromosomengrösse stattfindet. Er hält es für wahrscheinlich, dass diese Veränderung im Sinne einer Verkürzung erfolgt, da die »jüngeren» Arten kürzere Chromosomen (die Verkürzung soll bis zu vollständigem Verschwinden gehen können) als die »älteren» Arten haben. DELAUNAY rechnet offenbar mit einem Verschwinden von Genmaterial. Unsere jetzige Kenntnis davon, dass bestimmte Chromosomen in verschiedenen Plasmen verschiedene Grösse und verschiedenes Aussehen haben können, (Siehe DARLINGTON 1932 S. 52—54), lässt jedoch eine andere Erklärung der Resultate DELAUNAYs plausibler erscheinen. Es ist bekannt, dass mit der Erhöhung des Polyploidietätsgrades die physiologischen Proportionen der Zellen

sich ändern (siehe Kap VI); der Gedanke liegt da nahe, dass diese Veränderung auch verändernd auf die Chromosomengrösse einwirkt. Hiergegen spricht freilich die Tatsache, dass in keinem der Fälle, wo der Zellinhalt eine Veränderung erfahren hat, eine Chromosomenverkürzung beschrieben worden ist. Die Bedeutung dieser Tatsache darf jedoch nicht überschätzt werden. Gemäss BRUUNs Hypothese soll ja die Verkleinerung gradweise geschehen, und die Fälle, wo die physiologischen Proportionen der Zellen untersucht worden sind, sind eben die experimentell erzeugten Polyploiden. Vielleicht erfolgt die Verkleinerung während einer bestimmten Phase der Entwicklung; erfolgt sie nur während einer meiotischen Phase, so könnte vielleicht hierin die Erklärung dafür liegen, dass sie bei den Apomikten nicht zu erfolgen scheint. Die Ursache für das abweichende Verhalten, das die Gräser darzubieten scheinen, ist völlig unbekannt.

Bei Verwendung der oben angegebenen Hypothesen ist es leicht zu verstehen, weshalb die Chromosomendiminution nach Erhöhung des Polyploiditätsgrades bei verschiedenen Arten, Sektionen oder Gattungen verschieden stark hervortreten kann. Offenbar wirken mehrere Faktoren ein: der Polyploiditätsgrad des ursprünglichen Typus, die Chromosomengrösse desselben, die Zeit, die seit der Erhöhung des Polyploiditätsgrades verstrichen ist, die Vermehrungsweise(?), die Diminutionsfähigkeit des fraglichen Typs, das Diminutionsmaximum und vielleicht noch andere Faktoren.

KAPITEL III.

Bindungsverhältnisse der Polyploiden.

Viele Verfasser haben die Chromosomenbindungsverhältnisse als sichere Kriterien dafür betrachtet, ob Auto- oder Allopolyploidie vorliegt. Die Autopolyploiden sollten sich durch hohe Frequenz von Multivalenten auszeichnen. In diesen Fällen ist der Autopolyploidiebegriff am ehesten dahin abgegrenzt worden, diejenigen Kategorien zu umfassen, die nach den Definitionen im Kapitel I absolut autopolyploid und intraspezifisch polyploid sind. Meine Einteilung der Polyploiden in die Gruppen der Auto- und Alloploiden, wurde ja auf Grund der Bindungsvältnisse bei dem entsprechenden »Grundtyp» vorgenommen. Für das Verständnis der Bindungsverhältnisse und der damit zusammenhängenden Spaltungs- und Fertilitätsverhältnisse bei den Polyploiden ist es notwendig, zuerst die Verhältnisse bei den »Grundtypen» klarzulegen.

Ist der Grundtyp eine reine Art, so hat dieser, wenn er diploid ist, normale Bindungsverhältnisse (abgesehen davon wenn Gen- oder Milieuverhältnisse störend eingewirkt haben). Ist er ein Bastard zwischen zwei diploiden Arten, so kann die Bindung vollständig aufgehoben, mehr oder weniger geschwächt oder total sein. Sie ist total aufgehoben bei einer oder mehreren diploiden Kreuzungen in den Gattungen *Crepis* und *Nicotiana* und bei *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Sie ist ausserordentlich schwach bei einem oder mehreren diploiden Bastarden in den Gattungen *Crepis* und *Nicotiana*, sowie bei *Aegilops uniaristatum* × *umbellatum*, bei einem *Iris*-Bastarde und bei einem *Canna*-Bastarde. Intermediär

oder stark wechselnd ist die Bindung z. B. bei einem oder mehreren diploiden Bastarden in den Gattungen *Ribes*, *Nicotiana*, *Crepis*, *Aegilops* × *Triticum*, *Viola*, *Oenothera* und *Nolana*. Die Syndese ist ziehmlich stark bei einem oder mehreren diploiden Bastarden in *Vicia*, *Oenothera*, *Quamoqlit*, *Polemonium*, *Nicotiana*, *Crepis*, *Aegilops*, *Iris*, und *Canna*. Absolut oder annähernd total ist die Bindung bei einem oder mehreren diploiden Bastarden in *Vicia*, *Galeopsis*, *Solanum*, *Nicotiana*, *Primula* (z. B. *Primula verticillata* × *floribunda*), *Crepis*, *Aegilops*, *Tragopogon*, *Prunus*, *Fragaria* (z. B. *Fragaria bracteata* × *Helleri*), *Sorbus* × *Aronia*, *Viola*, *Salix*, *Lolium* × *Festuca* und *Aquilegia* (z. B. *A. chrysantha* × *flabellata nana*). Alle diese Angaben stammen aus den Tabellen BLEIERS (1934).

Es ist ohne weiteres sehr wahrscheinlich, dass die Syndeseverhältnisse bei den Diploiden auf die Syndeseverhältnisse bei entsprechenden Typen, die durch Verdoppelung der Chromosomenzahl bei den ersteren erhalten werden, einwirken müssen. Bei den Allopolyploiden sind die Chromosomenbindungsverhältnisse sofort klar. Können die Chromosomen nicht in dem Kern des »Grundtyps» gebunden werden, so ist natürlich eine interspezifische Syndese ganz unmöglich. Bei den Polyploiden wird die Bindung dann ausschliesslich intraspezifisch und allosyndetisch (mit Ausnahme der F_1-Generation, wenn das Allopolyploid durch Kreuzung von zwei intraspezifischen Polyploiden entstanden ist).

Bei den Autopolyploiden gestalten sich die Bindungsverhältnisse ebenso variabel wie bei den »Grundformen». Ist die Syndese bei der Grundform total, so kann bei dem Polyploid natürlich sowohl inter- wie intraspezifische Syndese stattfinden, weshalb Tetravalentenbildung, (wenn es sich nun einmal um einen 4-Typ handelt) eintreten kann. Eine solche kann natürlich auch bei intraspezifischer Polyploide vorkommen und müsste dann, wenn keine Komplikationen zustossen, die grösst denkbare sein. Für eine ganze Anzahl der zuerst untersuchten intraspezifischen Polyploiden wurde auch eine Multivalentfrequenz angegeben, welche die denkbar grösste war, z. B. bei *Canna*, *Datura*, *Primula Sieboldii*, *Hemerocallis* und *Hyacinthus* (vgl. DARLINGTON 1932). Nachuntersuchungen an *Hyacinthus* (STONE und MATHER 1932) und *Hemerocallis* (DARK 1932) haben jedoch gezeigt, dass die Bindung nicht so stark ist, wenigstens nicht in allen Formen. Ebenso hochgradig autopolyploid können eine ganze Anzahl anderer Formen jedoch sein, welche eine von der maximalen weit entfernte Tetravalentbildung zeigen. Wir können dies jedoch nicht sofort entscheiden, da wir nicht im einzelnen das System kennen, das schwächend (oder stärkend) auf die Bindung einwirkt. Zu diesen Typen gehören u. a. mehrere tetraploide *Galieae*-arten, *Stellaria neglecta* (PETERSON 1935, 1936), *Solanum nigrum* (JØRGENSEN 1928), *Solanum 4-Lycopersicum* (wenigstens gewisse Typen, verschiedene Verfasser haben hier recht verschiedene Tetravalentfrequenz angegeben, vgl. JØRGENSEN 1928, LESLEY u. LESLEY 1930, LINDSTROM u. KOOS 1931, LINDSTROM 1932, LINDSTROM u. HUMPHREY 1933, HUSKINS 1934, HUMPHREY 1934, UPCOTT 1935). Für eine ganze Anzahl anderer Autopolyploiden gibt es Angaben über die Bindungsverhältnisse. Da zusammenfassende Angaben über diese bei MÜNTZING (1936) vorliegen, bin ich der Ansicht, dass es unnötig ist, sie hier zu wiederholen. Die meisten von diesen

Autopolyploiden zeigen eine mehr oder weniger starke Tetravalentenbildungsfrequenz, aber selten oder nie die grösst denkbare.

Schon durch die Untersuchungen von HAASE-BESELL (1922) und vor allem durch die von LJUNGDAHL (1924) wissen wir, dass Chromosomen, die in einem Kern gebunden worden sind, nicht zu Gemini in anderen Kernen, wo auch andere Chromosomen, mit welchen eine Bindung stattfinden kann, anwesend sind. So beobachtete LJUNGDAHL, dass in dem Bastard *Papaver nudicaule* (n = 7) × *striatocarpum* (n = 35) die Meiosis normal ist; 21 Gemini wurden angetroffen. In der Rückkreuzung mit *nudicaule* wurden 14 Gemini angetroffen. In der Rückkreuzung waren also Chromosomen gebunden, die nicht im Bastard gebunden waren und in dem Bastard solche, die in dem *striatocarpum*-Kern voneinander frei waren. Um diese wechselnde Auto- und Allosyndese zu erklären, spricht DARLINGTON (1932) von einer »differential affinity» zwischen den Chromosomen und führt das Phänomen auf den verschiedenen Homologitätsgrad der Chromosomen zurück. Gibt es in einem Kern mehrere Chromosomen, von welchen zwei absolut (oder stärker) homolog sind und die übrigen nur mehr oder minder wenig zahlreiche Teile besitzen, die homolog zu den entsprechenden in dem anderen Paar sind, so sind die Aussichten dafür, dass während des Zygotäns, wenn die Chromosomenfäden nach ihrem Partner »suchen», die absolut homologen sich an entsprechenden Punkten treffen, bedeutend grösser, als dass ein Zusammentreffen zwischen den nur relativ homologen stattfindet. Daraus ergibt sich also eine Konkurrenz zwischen den Chromosomen. Ist der Unterschied in der Homologität (vielleicht = der Anzahl homologer Teile) zwischen den konkurrierenden Chromosomenpaaren klein, so wird daher die Möglichkeit, Tetravalente zu bilden, grösser, als wenn dies nicht der Fall ist. Jedoch findet nicht immer Tetravalentbildung statt, auch wenn sehr starke Homologie oder sogar absolute Homologie vorliegt. Nach DARLINGTON und seiner Schule beruht dies auf der Chromosomenlänge; sind die Chromosomen klein, so sind weniger »pairing blocks» vorhanden und werden weniger Chiasmata gebildet, als wenn sie länger sind, weshalb die Aussicht für Tetravalentbildung im ersteren Falle geringer ist. Dies wird nun als die Ursache dafür angesehen, dass Tetravalente nicht in erwarteter Frequenz bei den oben genannten Typen gebildet werden. STONE und MATHER (1932) haben statistisch bewiesen, dass die Chromosomenlänge bei der Trivalentbildung bei triploidem *Hyacinthus* eine Rolle spielt. Die kleinsten Chromosomen traten hier oft in Form von Gemini und Univalenten auf, während die der Grösse nach intermediären beinahe nie irgend ein Univalent aufwiesen. Die grössten Chromosomen traten auch nicht so selten in Form von Gemini und Univalenten auf. Hier sollte dies darauf beruhen, dass die Chromosomen so lang sind, dass dazwischenliegende Elemente die Syndese verhinderten, weshalb die Anzahl »pairing blocks» im Verhältnis zur Chromosomenlänge abnorm niedrig wurde. Eine starke Stütze für die Auffassung von DARLINGTON über den Einfluss der Chromosomenlänge in dem hier berührten Fall wird von HEILBORN (1932) geliefert, der die »autopolyploide» *Carex glauca* untersuchte. Hier gab es drei verschiedene Grössenklassen von Chromosomen. Die grösste Klasse zeigte in 46 % Multivalente, die intermediäre in 37 %, und die kleinste in 14 %. In Übereinstimmung mit der Auf-

fassung von DARLINGTON steht auch, dass bei *Galium aparine* und *parisiense* (weningstens bei den von mir untersuchten Typen) mit ihren kleinen Chromosomen niemals irgendwelche Multivalente angetroffen wurden, obwohl diese sicher ebenso stark autopolyploid sind wie die polyploiden Vertreter von *Eugalium*.

Es ist jedoch nicht möglich, direkt nach der Chromosomenlänge und Chiasmafrequenz von diploiden Ursprungstypen zu beurteilen, ob Tetravalente in höherem oder geringerem Grad bei entsprechenden Tetraploiden auftreten werden. Wir kennen jetzt nämlich mehrere Fälle, wo die Chiasmafrequenz bei dem Polyploid niedriger ist als bei dem Diploid (*Primula sinensis* — DARK 1932, DARLINGTON 1931, UPCOTT 1935, *Solanum lycopersicum* — UPCOTT 1935, *Setcreasia brevifolia* — RICHARDSON 1935 a), andere, wo die Chiasmafrequenz kaum verändert ist (*Hyacynthus* und *Tulipa* — DARLINGTON und MATHER 1932, STONE und MATHER 1932). Wenn Chromosomendimunition bei dem Tetraploid stattgefunden hat und die Chromosomen wirklich in allen meiotischen Phasen kürzer sind, so muss dieses Phänomen auf die erwartete Tetravalentenbildungsfrequenz in hohem Grade herabsetzend wirken. Schon die Tatsache, dass der Verfasser gezeigt hat, dass die Chromosomen bei den Polyploiden, mit Chromosomendimunition, auch während der Diakinese kleiner sind, spricht dafür, dass sie dies auch während der übrigen meiotischen Phase sind, also auch wenn Syndese stattfindet und Chiasma gebildet werden. Die Ansicht, dass die Chromosomendimunition auf die Multivalentbildungsfrequenz herabsetzend gewirkt hat, wird dadurch gestützt, dass bei den 6-Typen der *Galieae*-Arten diese Frequenz, verglichen mit den 4-Typen, kaum gesteigert worden ist. Viele in der Natur gefundenen intraspezifisch polyploiden Formen, haben eine wenig hervortretende Multivalentbildungsfrequenz. DARLINGTON (1932 S. 210) hält es für das Wahrscheinlichste, dass diese »arose as autopolyploids, that is, as giants with free pairing amongst their homologous chromosomes». Nachdem haben sie ihre »autopolyploide» Natur verloren, »the loss of the autopolyploidy must be due to differentiation arising between the different pairs of haploid sets». Diese Auffassung von DARLINGTON stimmt mit der von JØRGENSEN (1928) und von BLAKESLEE (1921 c) überein, dass die intraspezifischen Polyploiden durch Strukturveränderungen in Allopolyploiden verwandelt worden sind. Meiner Ansicht nach sind die in der Natur gefundenen intraspezifisch polyploiden Formen jedoch ebenso »autopolyploid» wie bei ihrem Entstehen; die unerwartet niedrige Multivalentbildungsfrequenz beruht vielleicht zu einem grossen Teil auf der Chromosomendimunition.

Ein Faktor, den die DARLINGTON'sche Schule nicht behandelt hat und der meiner Ansicht nach eine Rolle bei der Grösse der Multivalentbildungsfrequenz spielen kann, ist die Konjugationsgeschwindigkeit während des Zygotäns. Ist diese gross, d. h. schliessen sich die Fäden, nachdem sie sich in einem oder mehreren Konjugationspunkten getroffen haben, rasch zusammen, so sind die Möglichkeiten dafür, dass noch ein Chromosomonfaden sich mit einem der Partner paaren kann, bedeutend geringer, als wenn die Konjugation in langsamerem Tempo stattfindet. Dieses Phänomen kann zu einer höheren Tetravalentbildungsfrequenz beitragen, wo man eine höhere erwartet hätte. Eine verschiedene

Syndesegeschwindigkeit dürfte jedoch am ehesten influierend auf die Länge von DARLINGTONS sog. »pairing blocks» einwirken.

Der Einfluss des Milieus und gewisser Gene auf die Syndese ist gut bekannt. Einiges darüber wurde im Teil II. behandelt. Es ist kaum notwendig, an dieser Stelle noch weiter darauf einzugehen. Ich will nur hervorheben, dass ebenso wie bei reinen Arten Asyndese entstehen kann, bei Autopolyploiden sowohl die Multivalentbildung als auch die Geminibildung auf die gleiche Weise beeinflusst werden kann.

Wie oben erwähnt, haben verschiedene Forscher verschiedene Tetravalentfrequenz bei tetraploiden Tomaten nachgewiesen. LINDSTROM & HUMPHREY (1933) und HUMPHREY (1934) haben gezeigt, dass während der früheren meiotischen Phasen eine Tetravalentbildung doch im hohem Grade stattgefunden hat, obwohl die während einer Diakinese beobachtete Anzahl Tetravalente verschwindend klein ist. Dass hier wirklich Tetravalente gebildet und danach aufgelöst wurden, zeigt die genetische Analyse (vgl. LINDSTROM und HUMPHREY 1933, LINDSTROM 1935, 1936). Bei diesen Tomatentetraploiden ist also noch ein weiteres Phänomen hinzugekommen, nämlich ein totales »Zerbrechen» von Tetravalenten in Gemini. Kommt dieser Prozess auch bei anderen Tetraploiden vor, so wird es noch schwerer, aus der beobachteten Tetravalentfrequenz einen Schluss daraus zu ziehen, wie stark die Homologieverhältnisse gewesen sind, sofern man nicht auch die früheren Phasen studiert.

Das Auftreten von intra- und interspezifischer Chromosomenbildung muss bei den Autopolyploiden sehr verschieden sein. Bei einem absoluten Autopolyploid müssen die Aussichten für diese beiden Syndesetypen gleich gross sein, sei es dass Multivalente vorkommen oder nicht; ist aber der Autopolyploiditätsgrad nur um einen kleinen Bruchteil unter 100 % herabgesetzt, so steigt der erstere an Frequenz auf Kosten des letzteren, infolge des »differential affinity» Phänomens. Aus den Spaltungsverhältnissen bei relativ stark autopolyploiden Typen geht hervor, dass diese Steigerung kräftig erfolgt, (siehe Kap. IV). Sie ist deutlich stark ausgeprägt bei *Primula Kewensis*, schwächer bei *Aquilegia 2-(chrysantha* × *flabellata)* und noch schwächer bei *Galium 2-(Mollugo* × *verum).* Bei *Primula Kewensis* findet offenbar als Regel eine intraspezifische Paarung statt und dies obwohl die Ursprungsform eine totale Syndese hatte. Man kann erwarten, dass wenn Bastarde mit totaler Bindung, aber herabgesetzter Chiasmafrequenz sich verdoppeln, Polyploide mit stärkerer intraspezifischer Bindung entstehen als bei solchen mit nicht nachweisbar veränderter Chiasmafrequenz. Der Satz ist offenbar reversibel, weshalb man annehmen kann, dass der Bastard *Galium verum* × *Mollugo*, verglichen mit den elterlichen Arten, eine weniger herabgesetzte Chiasmafrequenz aufweist z. B. *Primula verticillata* × *floribunda.* Wenn schon Typen, deren »Grundform» eine totale Chromosomenbindung haben, hauptsächlich eine intraspezifische Syndese haben, so ist zu vermuten, dass diese noch mehr vorherrschend werden wird, wenn die Syndese der »Grundform» geschwächt war. Wir können also uns vorstellen, dass, wenn der Syndesegrad der »Grundform» langsam sinkt, der interspezifische Syndesegrad des Polyploids sich rasch Null nähert, weshalb er mit Hilfe genetischer Analyse kaum nach-

gewiesen werden kann, wenn der Syndesegrad des »Grundtyps» unter einen gewissen Wert gesunken ist.

Gibt es nun irgendwelche Chromosomenbindungsverhältnisse, welche ein Kriterium dafür bilden, ob inter- oder intraspezifische Polyploidie, ob Allo- oder Autopolyploidie vorliegt? Weiss man genau, dass Fälle von »segmental interchange» nicht vorliegen, so sind Multivalente ein Kriterium für relativ starke Autopolyploidie, nicht auftretende Multivalente bürgen jedoch nicht dafür, dass Allopolyploidie vorliegt, was ja aus obiger Erklärung hervorgeht. Gleich stark autoploide Typen können verschiedene Multivalentfrequenzen haben und Typen mit derselben Multivalentfrequenz können von verschiedenen Autopolyploiditätsgrad sein. Eine Multivalentfrequenz, die sich der grösst denkbaren nähert, ist ein sicheres Zeichen für starke (totale) Autopolyploidie, aber bildet keinen Massstab für die Trennung der intra- und interspezifischen Polyploidie (vgl. *Datura 4-stramonium* und *Crepis 2-(rubra × foetida)*.

Solche Arten wie *Aesculus hippocastanum, Aesculus Pavia* (UPCOTT 1936), *Veronica Tournefortii* (BEATUS 1936), und *Hordeum bulbosum* (VON BERG 1936), wo mehr oder weniger zahlreiche Tetravalente vorkommen, sind daher keinesfalls als sicher intraspezifische Polyploiden zu betrachten. *Galium 4-M und 2M V* haben ja z. B. dieselbe Tetravalentbildungsfrequenz obgleich der erstgenannte ein intraspezifisch, der letztgenannte ein interspezifisch polyploider Typ ist. *Hordeum bulbosum,* bei welchem reichlich Tetravalente vorkommen, ist vermutlich ein starkes Autopolyploid. *Veronica Tournefortii* ist wahrscheinlich auf Grund seiner genetischen Spaltungsverhältnisse (folgt in gewisser Hinsicht MULLERS Schema, siehe Kap. IV) ein intraspezifischer Polyploid. Was die autopolyploide Stärke der beiden *Aesculus*-arten und deren Charakter eines intraspezifischen Polyploids betrifft, so ist es unmöglich, einzig und allein aus der niedrigen Multivalentfrequenz irgendwelche Schlüsse zu ziehen.

Hohe Chromosomenzahlen, die Multipeln von einer Grundzahl bilden, sind als Kriterium für Polyploidie zu betrachten, ganz besonders wenn die Zahlen bei nahestehenden Typen bekannt sind und ebenfalls Multipeln von derselben Grundzahl bilden. Vor allem von der DARLINGTON'schen Schule (siehe beispielsweise DARLINGTON 1932 S. 218—226) ist die sog. sekundäre Assoziation als ein zuverlässiges Homologitätskriterium und somit als Kriterium für primäre oder sekundäre Polyploidie betrachtet worden. Diese Auffassung hat verschiedene Gegner gefunden, u. a. den Verfasser (FAGERLIND 1936 d). Der Verfasser versuchte im Jahre 1936 die sekundäre Assoziation rein mechanisch mit Hilfe von NEWTONS Gravitationsgesetz zu erklären. Diese Erklärung scheint mir nicht mehr zutreffend zu sein, vermutlich handelt es sich um irgendwelche andere Kräfte, z. B. Adhäsions- und Spannungsphänomene. Es ist vollkommen sicher, dass eine Gruppierung der Chromosomen so wie sie auftreten wenn sie sekundär assoziiert sind, durchaus nicht eine Assoziation zwischen bestimmten Chromosomen vorauszusetzen braucht. Die Gruppenbildung wird auch die gleiche, sowohl wenn die Chromosomen von Anfang an unregelmässig verteilt liegen, und man annimmt, dass sämtliche Chromosomen attrahierend aufeinander einwirken, als auch wenn gewisse äussere Kräfte derart einwirken, dass Attraktion stattfindet. Dies zeigt

die Gruppenbildung, welche zwischen Gegenständen wie z. B. Korkscheiben, Pollenkörnern, Staubteilchen usw., die unregelmässig auf einer Wasserfläche zerstreut liegen, stattfindet. Im übrigen kommt es nicht selten vor, dass in den Zellen verschiedene Körper in sekundär assoziierter Lage beobachtet werden können. Es ist jedoch möglich, dass mehrere von diesen Bildern dadurch zustande gekommen sind, dass die Körper aus gemeinsamen Primordien gebildet worden sind.

Liegen homologe Gemini oder Univalente schon während der Diakinese näher beieinander als nicht homologe, so ist es wahrscheinlich, dass gerade diese während der Metaphase I sich sekundär assoziieren werden. Dieser Fall tritt offenbar ein, wenn zwischen den Homologen während des Zygotäns Syndese stattfindet, aber Chiasma nicht gebildet oder aufgelöst worden sind, also bei gewissen asyndetischen Typen, bei Typen wo Asyndese durch Temperatureinfluss induziert worden ist (siehe Teil II), bei gewissen Bastarden, sowie bei tetraploiden Tomaten, wo während früherer Phasen Tetravalente aber während später Diakinese nur oder hauptsächlich Gemini beobachtet worden sind. Es ist deshalb möglich, dass ein Teil der sekundär assoziierten Elemente faktisch homolog ist. Gegen die Auffassung einer sekundären Assoziation als Homologitätskriterium spricht stark, dass die Gruppenbildung in entsprechenden Anaphasenplatten nicht immer gleich ist. Ich will jetzt nicht näher auf das Problem der sekundären Assoziation eingehen, sondern behalte es für eine andere Arbeit vor, die ich hoffe veröffentlichen zu können, wenn meine Untersuchungen über die sekundäre Assoziation bei *Galieae* abgeschlossen sind. Verfasser will jedoch jetzt schon hervorheben, dass es nicht zulässig ist, die sekundäre Assoziation als ein sicheres Homologitätskriterium zu betrachten.

KAPITEL IV.

Die Spaltungsverhältnisse bei interspezifischen Polyploiden.

Dadurch dass die Chromosomenzahl in dem sterilen und asyndetischen *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea* verdoppelt wurde, gelang es KARPECHENKO (1927) einen tetraploiden Typ zu erhalten, der qualitativ dem diploiden Bastard ganz ähnlich war, aber im Habitus und in mehreren Organen eine quantitative Zunahme zeigte. Dieses interspezifische Tetraploid erwies sich in der Nachkommenschaft als konstant, insofern als in keinem Fall Eigenschaften, welche *Raphanus sativus* im Gegensatz zu *Brassica oleracea* und umgekehrt charakterisierten, ausgespaltet wurden. Dieses neue interspezifische Polyploid konnte daher als eine neue und sehr gute Art betrachtet werden.

Als eine neue Art ist auch *Primula Kewensis*, eine »Verdoppelung» von *Primula verticillata* × *floribunda* (2VF), betrachtet worden. Aber schon DIGBY (1912) beobachtete, dass *Kewensis* Spaltung zeigte; ausser typischer *Kewensis* traten in der Nachkommenschaft nicht selten Individuen auf, die in höherem oder geringerem Grade eine Zunahme des Mehligkeitsgrades zeigten, eine Eigenschaft, die bei *Kewensis* durch die Anwesenheit von *verticillata*-Genomen bedingt wird. Die Ausspaltung dieser mehligen Typen wird von PELLEW & DURHAM

(1916) und von NEWTON & PELLEW (1929) bestätigt, die ausserdem zeigten, dass ausser Individuen mit normal gefärbten Blüten einige wenige Individuen mit blasseren Kronen auftraten. Da *verticillata* eine blassere Blütenfarbe hat als *floribunda,* darf man wohl auch hier der Ansicht sein, dass eine Ausspaltung einer *verticillata*-Eigenschaft stattgefunden hat. HEINRICHER (1926) zeigte eine sehr lebhafte Spaltung bei *Kewensis* und vermutet, dass reine *verticillata*, *Kewensis* und reine *floribunda* im Verhältnis 1 : 2 : 1 ausspalten, eine Ansicht, die er schon in einem Anhang der betreffenden Arbeit zurücknahm. HEINRICHER schreibt in diesem über seine neuesten Untersuchungen von *Kewensis:* »Die gewonnene Descendenz (225 Individuen) weist mannigfachige Kombination der Merkmale der Elternarten auf, während reine *floribunda* und *verticillata* fehlen.» Gegen HEINRICHERs Resultate polemisiert PELLEW (1927): »But up to the year 1916, we had grown to maturity over a thousand plants and in addition had discarded far large numbers at a stage of development in which it was possible to distinguish *verticillata-* and *floribunda*-like plants. Yet neigther in those experiments, nor in recent years when the work has been resumed, has anything resembling the segregation described by Dr. HEINRICHER been observed.» Es ist deutlich, dass *Primula Kewensis* spaltet. Sind sowohl PELLEW wie HEINRICHERs Resultate richtig, was ja kaum bezweifelt werden kann, so ist es auch deutlich, dass verschiedene Individuen von *Primula Kewensis* verschieden stark spalten (siehe weiter S. 416). Den letzteren Eindruck erhält man schon durch die Arbeit von NEWTON & PELLEW. Das Entstehen der abweichenden Typen bei *Kewensis* beruht oft auf einer aberranten Chromosomenzahl, die durch die bisweilen (1—3) vorkommenden Tetravalente verursacht wird. Ausnahmen bilden jedoch die meisten mehligen Typen; nach PELLEW (1927) gibt es auch andere. Zu diesen gehören offenbar die Typen mit blasser Krone.

Eine noch deutlichere Spaltung als *Primula Kewensis* zeigen andere interspezifische Polyploide, nämlich *Fragaria 2-(bracteata* × *Helleri)* (= 2BH) (YARNELL 1931) *Aquilegia 2-(chrysantha* × *flabellata)* (= 2CF) (SKALINSKA 1932—36), *Crepis 2-(foetida* × *rubra)* (= 2FR) (POOLE 1931, 1932), *Solanum 2-(Lycopersicum* × *pimpinellifolium)* (= 2LP) (LINDSTROM & HUMPHREY 1933, LINDSTROM 1935, 1936) und vielleicht andere. Deutliche Spaltung der interspezifisch bedingten Eigenschaften zeigt auch *Galium 2MV* (siehe Teil II. Kap. XI.). Als eine ähnliche Spaltung oder als eine sekundäre Folge einer solchen kann vielleicht auch das regelmässige Ausspalten von wenig fertilen Typen in bestimmten Verhältnissen betrachtet werden. Hierzu würde dann gerechnet werden *Digitalis Mertonensis,* wo nach BUXTON & NEWTON (1928) und BUXTON & DARLINGTON (1931) solche Typen in dem Verhältnis 1 : 3 ausspalten, was nach diesen Forschern auf einer in geringem Grade auftretenden interspezifischen Syndese beruhen soll. Durch Annahme einer interspezifischen Syndese wollen SANSOME & PHILP (1932 S. 307) auch die Sterilitätsverhältnisse, die MÜNTZING (1929) bei *Galeopsis Tetrahit* untersucht hat, erklären, welche MÜNTZING mit Hilfe bifaktorieller Vererbung erklären wollte. Vielleicht können die Pollenvitalitäts- und Letalitätsverhältnisse bei Apfelrassen (vgl. HEILBORN 1931 a, 1935) auf ähnlichen Erscheinungen (siehe Kap. V.) beruhen.

Aus dem obenstehenden geht hervor, dass es unter den interspezifischen Polyploiden teils solche gibt, die eine nachweisbare Spaltung der interspezifischen Eigenschaften besitzen, teils solche, wo eine Spaltung gar nicht nachgewiesen werden konnte. Durch Vergleich mit Beispielen für Syndese bei diploiden Bastarden geht hervor, dass den spaltenden interspezifischen Polyploiden diploide Grundtypen mit totaler Syndese entsprechen, während den »konstanten» solche mit schwacher Syndese entsprechen. Die allopolyploiden Typen zeigen also gar keine Spaltungen, wenn es interspezifisch bedingte Eigenschaften gilt, die autopolyploiden Formen zeigen dagegen in geringerem oder höherem Grade solche Spaltungen auf. Der Unterschied in der Spaltung bei Auto- und Allopolyploiden ist schon mehrmals von LILIENFELD (1936) betont worden. Es ist jedoch zu bemerken, dass weil der interspezifische Syndesegrad mit zunehmendem Homologitätsunterschied rasch auf Null sinkt, eine ganze Anzahl nicht so ausserordentlich schwacher Autopolyploiden keine Segregation zeigt.

Die Spaltung der interspezifischen Eigenschaften bei einem Autopolyploid wird natürlich durch die vorkommende interspezifische Chromosomensyndese bedingt, sei es dass diese in Form von Multivalenten oder Geminibildung stattgefunden hat. Zu der Spaltung bei *Primula 2VF, Fragaria 2BH, Aquilegia 2CF* und *Galium 2MV* tragen die Tetravalente bei. Dass diese die Spaltung bei *Primula Kewensis* bedingten, nahm schon PELLEW (1927) an. Sind die Tetravalente jedoch ausreichend, um die starke Spaltung bei *Fragaria, Aquilegia* und *Galium* zu erklären? Um diese Frage zu beantworten, ist es notwendig zu wissen, ob in einem oft beobachteten Tetravalent immer dieselben Chromosomen vorhanden sind oder nicht. Bei *Primula Kewensis* zeigt sich manchmal keines, am häufigsten eines und selten zwei oder drei Tetravalente. NEWTON & PELLEW (1929) sind offenbar der Ansicht, dass das am häufigsten beobachtete Tetravalent von denselben Chromosomen gebildet wird, aber da bisweilen noch ein oder zwei Tetravalente vorkommen, können sie nicht mit Sicherheit aussagen, dass diese immer von weiteren vier, eventuell acht bestimmten Chromosomen gebildet werden. Es ist jedoch ebenso möglich, dass von den Chromosomen-4-Gruppen alle ebenso fähig sind, Tetravalente zu bilden. Bei *Galium 2MV* traten in etwa 50 % ein, in etwa 20 % zwei und in etwa 30 % kein Tetravalent auf. Hier könnte die Spaltung, wenn sie nur von den Tetravalenten bedingt wäre, nur erklärt werden, wenn die letzten immer von bestimmten Chromosomen gebildet werden, aber dann würden vier untersuchte Eigenschaften, welche die Arten *Mollugo* und *verum* voneinander trennen, in nur einem oder zwei bestimmten Chromosomen liegen. Dies klingt wenig wahrscheinlich. Die Folgerung kann gezogen werden: Die in den mehr oder weniger oft auftretenden Tetravalenten bei den interspezifisch polyploiden vorkommenden Chromosomen sind nicht immer die gleichen, vermutlich können bei einem Polyploid, das von einem Grundtyp mit voller Syndese herstammt, sämtliche Chromosomengruppen Multivalente bilden. Damit muss dann auch die Ansicht kombiniert werden, dass ausser intraspezifischer Paarung und Polyvalentenbildung bei den interspezifischen Polyploiden in mehr oder weniger seltenen

Fällen eine interspezifische Chromosomenpaarung vorkommt. Dies hat zur Folge, dass es bei den Bindungsverhältnissen keinen prinzipiellen Unterschied zwischen intraspezifisch polyploiden und den interspezifischen, die stark autopolyploid sind, gibt, was schon LILIENFELD hervorgehoben hat.

Wie wirkt nun eine variierende interspezifische, intraspezifische Syndese und Multivalentenbildung auf die Spaltung bei einer interspezifisch polyploiden Form ein? Gibt es eine Möglichkeit, aus den Spaltungszahlen den Grad von interspezifischer Syndese, intraspezifischer Syndese und Multivalentenbildung zu berechnen? Nachstehend wird eine theoretische Auseinandersetzung darüber gegeben; der Einfachheit halber soll nur eine tetraploide Form behandelt werden.

Wenn es sich gezeigt hat, dass bei der diploiden Urform eine väterlicher- und mütterlicherseits bedingte Eigenschaft monofaktorial bedingt ist, so erfolgt bekanntlich die Spaltung im Verhältnis 1 : 2 : 1, oder bei Dominanz 3 : 1, wenn wir annehmen, dass die Syndese und Fertilität normal waren. Wird die Chromosomenzahl bei diesem Bastard verdoppelt und findet nur intraspezifische Paarung statt, so erfolgt gar keine Spaltung, da ja nur eine Art Gameten gebildet werden. Findet nur interspezifische Syndese statt (was wohl kaum jemals eintreffen kann), so wird die Spaltung 1 : 4 : 6 : 4 : 1 (bei voller Dominanz 15 : 1) (vgl. GREGORY 1914). Findet vollständig zufällige Chromosomenpaarung statt, d. h. interspezifische und intraspezifische Syndese erfolgen gleichzeitig und nach der Fügung des Zufalls, so folgt die Spaltung dem Schema von MULLER, sie wird dann 1 : 8 : 18 : 8 : 1, oder bei voller Dominanz 35 : 1 (vgl. MULLER 1914, BLAKESLEE, BELLING & FARNHAM 1923, SÖMME 1930, DE WINTON & HALDANE 1931). Wird die intraspezifische Syndese einigermassen begünstigt, so ändern sich die Zahlen, ebenso wenn Tetravalente vorkommen.

Nimmt man an, dass x die interspezifische Syndesefrequenz in Prozent bei einem Typ, wo keine Tetravalente vorkommen, darstellt, und y die Tetravalentenbildungsfrequenz in Prozent bei einem Typ, wo interspezifische Chromosomenpaarung in anderer Form nicht vorkommt, so bildet sich die Anzahl verschiedener Gameten im Verhältnis $x : (400-2x) : x$ bzw. $y : (600-2y) : y$. Bei Kreuzung von zwei Individuen von der Konstitution $2MV$ erhält man in F_2 die verschiedenen Individuenarten in folgenden % ($= z$)

	B	T
$4M$	$z = \frac{x^2}{40^2}$	$z = \frac{y^2}{60^2}$
$MMMV$	$z = \frac{2x(400-2x)}{40^2}$	$z = \frac{2y(600-2y)}{60^2}$
$2MV$	$z = \frac{(400-2x)^2 + 2x^2}{40^2}$	$z = \frac{(600-2y)^2 + 2y^2}{60^2}$
$MVVV$	$z = \frac{2x(400-2x)}{40^2}$	$z = \frac{2y(600-2y)}{60^2}$
$4V$	$z = \frac{x^2}{40^2}$	$z = \frac{y^2}{60^2}$.

Die Kurven, die diesen Werten entsprechen, sind in Fig. 51 dargestellt (sie wurden mit T bzw. B bezeichnet). Durch Summierung der einzelnen Kurven (Äquationen) kann man die Spaltung, wenn verschiedene Grade von Dominanz vorliegen, erhalten.

Will man aus den Spaltungszahlen direkt den Grad der interspezifischen Syndesefrequenz und der Tetravalentenbildungsfrequenz berechnen, so lässt sich dies leicht mittels der Äquation der Kurven ausführen. Kommen in A Prozent Individuen vor, die mit den elterlichen Individuen übereinstimmen, so erhält man (wenn kein Dominanzeinfluss vorliegt):

$$x = \frac{20}{3}(20 - \sqrt{6A - 200}); \quad y = 10(20 - \sqrt{6A - 200}).$$

In den obigen Berechnungen wurde keine Rücksicht genommen auf das Vorkommen von »crossing over»; alle Äquationen und Kurven die bestimmt wurden, entsprechen also nicht den wirklichen Verhältnissen. Berücksichtigt man »crossing over», so darf man nicht mehr mit einer Verteilung der vier Elemente in einer Chromosomen-4-Gruppe rechnen, sondern mit einer Verteilung der 8 Chromatiden. HALDANE (1930) und DARLINGTON (1931) haben gezeigt, dass wenn es sich um eine diploide Form handelt, es nicht die geringste Rolle spielt, ob man mit Chromosomen oder Chromatidensegregation rechnet. Ebensowenig spielt dies eine Rolle bei Tetraploiden, wo keine Tetravalente vorkommen. Bei einer tetraploiden Form mit Tetravalentenbildung müssen die Verhältnisse anders werden. LINDSTROM (LINDSTROM & HUMPHREY 1933, LINDSTROM 1936) und SANSOME (1933) haben für Tomate, und CRANE & DARLINGTON (1932) für *Rubus* dies berücksichtigt und Spaltungszahlen nachgewiesen, die sich 20,8 : 1 (bei voller Dominanz) nähern, d. h. den Zahlen, welche sich aus einer zufälligen Verteilung von 8 Chromatiden ergeben würden. Kann nun wirklich eine zufällige Verteilung der 8 Chromatiden stattfinden? SANSOME (1933) sagt: Quadrivalent formation is the only method which random chromatidsegregation can normaly occur in tetraploids. — — — To obtain random chromatidsegregation there must be approximately 100 % quadrivalent formation or quadrivalent formation of a special type combined with bivalent formation.»

Bei einer tetraploiden Form mit einem gewissen Grad von Tetravalentbildung kann offenbar die Anzahl Gameten vom Typ MM und VV grösser werden, wenn »crossing over» stattgefunden hat, als wenn diese ausgeblieben ist. Die grösste Abweichung von der Kurve T wird offenbar dann erreicht, wenn die Tetravalente möglichst viele MM und VV-Gameten bilden, was gerade bei zufälliger Segregation der 8 Chromatiden stattfindet, d. h. wenn die entsprechenden Gametenverhältnisse 3 : 8 : 3 sind. In diesem Fall werden also, wenn y immer noch die Tetravalentenbildungsfrequenz bezeichnet, die gesamten Gametenverhältnisse $= 3y : (1400 - 6y) : 3y$. Dann erhält man für $2MV \times 2MV$ folgende Äquationen:

T_s

$4M \qquad z = \frac{(3y)^2}{140^2}$

$MMMV \qquad z = \frac{6y(1400 - 6y)}{140^2}$

$2MV \qquad z = \frac{(1400 - 6y)^2 + 18y^2}{140^2}$

$MVVV \qquad z = \frac{6y(1400 - 6y)}{140^2}$

$4V \qquad z = \frac{(3y)^2}{140^2}$

Entsprechende Kurven (die Kurven T_s) sind auch in Fig. 51 eingezeichnet worden.

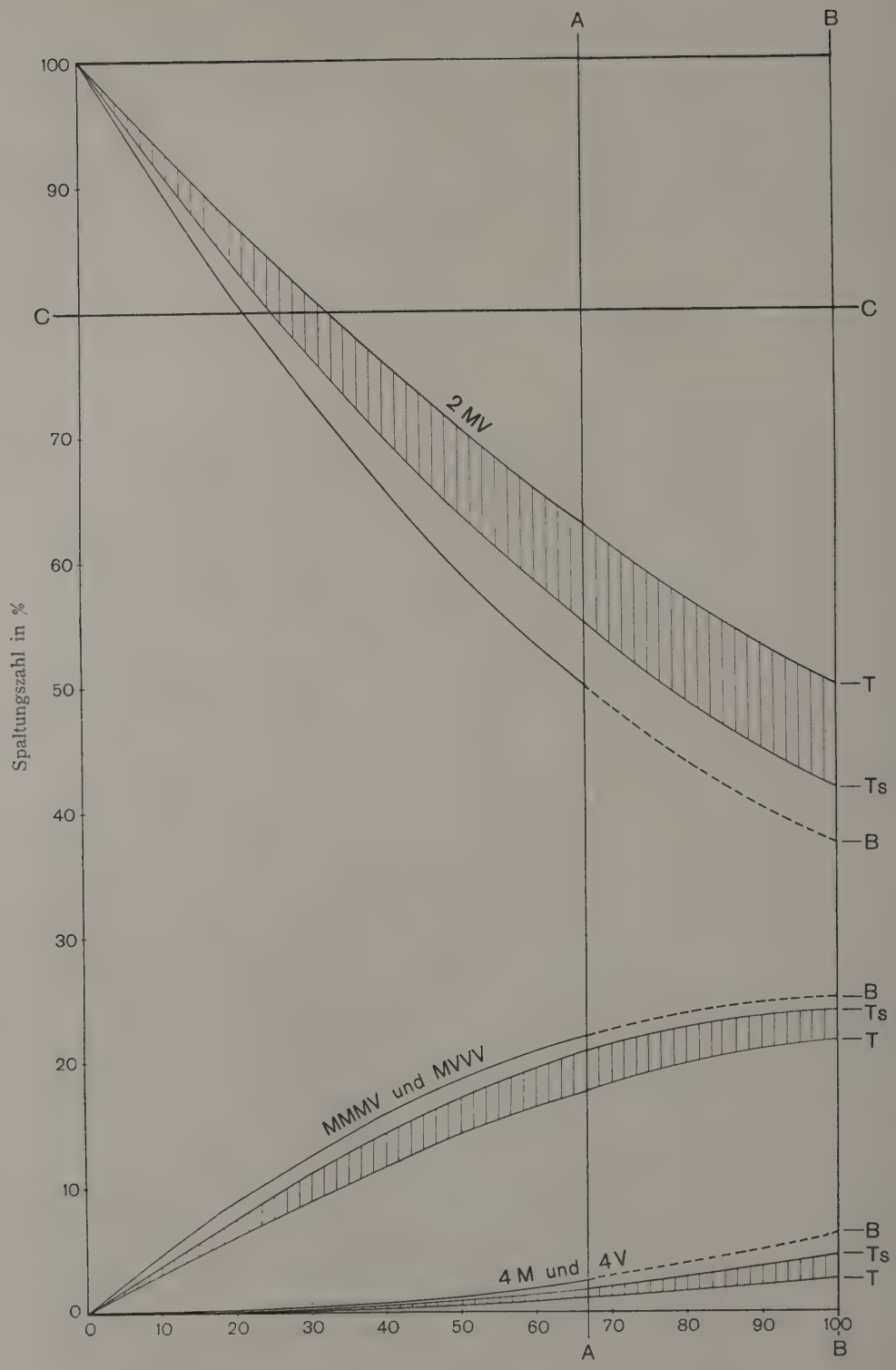
In den vorhergehenden Berechnungen ist das Problem behandelt worden, als ob nur die eine Art von interspezifischer Syndese bei einem Typ vorkäme und nicht beide Arten auf einmal. Früher wurden jedoch Gründe angeführt für die Ansicht, dass eine interspezifische Syndese gleichzeitig sowohl in der Form der Geminibildung als auch der Tetravalentenbildung vorliegt. Wenn dies der Fall ist, so wird für *2MV* wenn man nicht mit »crossing over» rechnet

$$z = \frac{(1200 - 6x - 4y)^2 + 2(3x + 2y)^2}{120^2};$$

und wenn man mit dem anderen Extreme, »random chromatid assortment», rechnet

$$z = \frac{(2800 - 14x - 12y)^2 + 2(7x + 6y)^2}{280^2}.$$

Um die Ursachen der beobachteten Spaltungszahl zu bestimmen, ist es am zweckmässigsten, eine wagrechte Linie über die gezeichneten Kurven auf dem Niveau zu ziehen, das der beobachteten Spaltung entspricht. So stellt die wagrechte Linie C—C annähernd das Spaltungsverhältnis bei der Blütenfarbe von *Galium 2MV* dar (falls diese bei *MV* monofaktorial bedingt ist. Eingeleitete Untersuchungen über die Spaltungen in der Nachkommenschaft von »*MMMV*» sprechen dafür). Hier kann offenbar die Spaltung durch eine interspezifische Geminibildungsfrequenz von 21,8 % bedingt sind, falls die interspezifische Syndese sich nur in Geminibildung ausgedrückt hat, oder durch eine Tetravalentenbildungsfrequenz von zwischen 25 und 33 %, abhängig von der »Spaltungszahl» der Tetravalente, wenn ausserdem keine interspezifische Geminibildung vorgelegen hat (alles natürlich bezüglich der Chromosomen, in denen die betreffende Eigenschaft vorhanden ist). Das Wahrscheinlichste ist wohl doch, dass hier die interspezifische Syndese sich sowohl in Geminibildung als in Tetravalentenbildung ausgedrückt


A
B
100
90
C
C
70
60
2 MV
50
T
Ts
B
40
30
B
Ts
T
20
MMMV und MVVV
10
B
Ts
T
4 M und 4 V
0
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
100
A
B
Spaltungszahl in %
Interspezifische Geminibildungs- und Tetravalentenbildungsfrequenz in %

hat. Die angeführten Werte bilden also Grenzwerte. Wenn beide Arten von interspezifischer Syndese vorliegen, müssen die Ziffern kleiner werden, wenn der eine Wert sich Null nähert, nähert sich der andere seinem Maximum, das gerade von den angeführten Ziffern gebildet wird.

Infolge der Tatsache, dass die Syndese total bei *Galium 4M, 4V, 2MV*, »*MMMV*» und »*MVVV*» ist und dass bei diesen die Tetravalentenbildungsfrequenz ungefähr gleich gross ist, kann man vermuten, dass alle Chromosomen-4-Gruppen dieselbe Tetravalentenbildungsfähigkeit besitzen. Wenn es sich so verhält ist die Tetravalentenfrequenz hier za. 8 %. Durch die letztangeführten Äquationen kann man also preliminar, wenn es sich um die Chromosomen handelt, in denen die Faktoren für die Kronenfarbe enthalten sind, die interspezifische Geminibildungsfrequenz auf etwa 15 % berechnen. Die intraspezifische Geminibildungsfrequenz wäre also etwa 77 %.

Die Kurven T und T_s bilden die Grenzen für die Spaltung soweit diese von den Tetravalenten abhängt. Wenn T_s den Verlauf haben soll, den sie erhalten hat, ist es nötig, dass den Spaltungszahlen eine zufällige Verteilung der acht in den Tetravalenten enthaltenen Chromatiden entspricht. Ich kann mir schwer vorstellen, dass dies jemals die Regel sein kann, denn das würde eine Tetravalentenbildung voraussetzen, die nur dann denkbar ist, wenn keine »differential affinity» vorliegt. Es kann daher als sicher angesehen werden, dass die Kurve T_s, wie diese gezeichnet ist, mehr von T abweicht, als jemals möglich ist, wenigstens während des grösseren Teiles ihres Verlaufes. In den Fällen, wobei bei einem tetraploiden Typ nicht nur Tetravalente, sondern auch Tri- und Univalente beobachtet worden sind, sind die Kurven nicht anwendbar.

Bei den intraspezifischen Polyploiden müssen Eigenschaften, die bei dem entsprechenden diploiden »Grundtyp» in heterozygotischem Zustand vorkamen und monofaktorial bedingt waren, im Verhältnis 1 : 8 : 18 : 8 : 1 gespalten werden, wenn keine Tetravalentbildung vorlag. Dieser intraspezifische Polyploidfall wird durch die Schnittpunkte zwischen den Kurven B und der Linie A—A dargestellt, welche die intraspezifische Geminifrequenz veranschaulicht, der eine zufällige inter- und intraspezifische Geminibildung entspricht. Eigentlich sollte die Kurven B bei dieser Linie aufhören; sie sind deshalb in der Fortsetzung punktiert. Sich eine bevorzugte »interspezifische» Syndese vorzustellen, ist ja ganz unmöglich (ausser vielleicht in einem Ausnahmefall, wo spezifische Gene eingewirkt haben). Die Schnittpunkte der Linie B—B mit den Kurven T und T_s stellen die Spaltung bei einem intraspezifischen Tetraploid mit maximaler Multivalentenbildungsfrequenz dar.

Die Allopolyploiden haben nur intraspezifische Syndese. Dieser Fall wird durch die Y-Achse in dem gezeichneten Diagramm dargestellt. Je nachdem die

---

Fig. 51. Diagramm, zeigend die Spaltung bei einem tetraploiden Typ von Eigenschaften, die bei dem korrespondierenden heterozygoten »Grundtyp» monofaktoriell bedingt waren, bei wechselndem Grade von intraspezifischer, interspezifischer Geminibildungs- und Tetravalentbildungsfrequenz.

Bindung bei dem diploiden »Grundtype» zunimmt, d. h. der tetraploide Typ stärker autopolyploid wird, kann immer öfter eine interspezifische Geminibildung und Tetravalentbildung stattfinden. Die senkrechten Linien, welche die Spaltungen kennzeichnen, würden sich immer weiter nach rechts verschieben.

Auf der Kurve in Fig. 51 müssen also wahrscheinlich die Linien für *Galium 2MV, Aquilegia 2CF* und *Fragaria 2BH* ziemlich weit rechts liegen, rechts von diesen sehr nahe der äusserst denkbaren Lage (die Linien A—A, B—B oder Linien zwischen diesen) liegt *Solanum 2PL* (vgl. LINDSTROMS Spaltungszahlen). (Es ist ja die Frage, ob diese beiden *Solanum*-arten überhaupt verschiedener Arten sind, vgl. LINDSTROM). Weit links liegt *Primula Kewensis* (d. h. eine *Kewensis,* die wirklich eine Summierung von *verticillata-* und *floribunda*-Genomen bildet, ohne dass in einigen Genomen oder Chromosomen Rekombinationen stattgefunden haben). Theoretisch betrachtet würde also bei autopolyploiden Typen eine Ausspaltung stattfinden, obwohl unerhört selten, wenn der Autopolyploiditätsgrad niedrig ist, also viel seltener als bei *Primula Kewensis*. Dies steht in Übereinstimmung mit der Erklärung des Entstehens von Speltoiden und Fatuoiden, die WINGE (1924) gegeben hat. Man ist ja allgemein der Ansicht, dass *Triticum vulgare* und *Avena sativa* durch Zusammenführen von drei Genomen und deren Verdoppelung entstanden ist; sie pflegen daher mit AABBCC bezeichnet zu werden. Bei ausschliesslich intraspezifischer Paarung werden nur die Gameten ABC gebildet. WINGE ist jetzt der Ansicht, dass in ganz seltenen Fällen interspezifische Syndese stattgefunden hat, wobei hinsichtlich gewisser Chromosomen die Gameten ABB und die Pflanze AABBBC gebildet wird. Diese Pflanze zeigt dann in höherem Grade durch B bedingte Eigenschaften und kann folglich der »Urform» *BB* ähnlich sein. Andere Erklärungen für das Entstehen von Speltoiden und Fatuoiden gibt es wohl (siehe u. a. NILSSON-EHLE 1921, JONES 1930, COFFMAN & TAYLOR 1936). WINGES Hypothese wird jedoch durch zwei Tatsachen unterstützt, bemerken SANSOME & PHILP (1932), nämlich durch HUSKINS Entdeckung (1927, 1928 a, b) von anderen Speltoid- und Fatuoidtypen, deren Existenz WINGE vorausgesagt hatte, sowie durch WATKINS & CORYS (1931) Nachweis einer niedrigen »Allosyndesefrequenz» bei Weizen. Leider besitze ich eine zu geringe Kenntnis der umfangreichen Literatur auf diesem Gebiet, um zu dieser Frage Stellung nehmen zu können. Die Voraussetzung dafür, dass die Speltoiden und Fatuoiden wirklich durch interspezifische Syndese bedingt sind, ist dass bei dem 1-Typ *ABC* Syndese wirklich vorkommt. Dies ist auch der Fall. Bei *Triticum 1-vulgare* hat YAMASAKI (1935) bis zu 4 Gemini beobachtet (bei 47,7 % 21_1, bei 37,1 % $19_1 + 1_2$ oder selten $18_1 + 1_3$, bei 12,4 % $17_1 + 2_2$ oder selten $16_1 + 1_2 + 1_3$, bei 2,4 % $15_1 + 3_2$ oder selten $14_1 + 2_2 + 1_3$, bei 0,4 % $13_1 + 4_2$), YAMAMOTO beobachtete hier (1936) bei 86,1 % nur Univalente, bei 10,5 % 1 Geminus, selten 2 oder 3 Gemini und bei 0,1 % 1 Trivalent.

Es steht also fest, dass Pflanzenbastarde mit verdoppelter Chromosomenzahl spalten, dass aber die Spaltung gering sein und bis auf 0 sinken kann. Liegen verschiedene Grade von Dominanz vor (monoplex-multiplex), so können die Spaltungen gar nicht mehr von Mutationen getrennt werden. Mehrere in der Natur vorkommende Polyploide, die man für gute Arten gehalten hat, zeigen

bestimmt Spaltungen. Wir können sie jedoch nur in ganz seltenen Fällen als Ausspaltungen interspezifischer Eigenschaften identifiieren, da wir nicht die Eigenschaften bei den ursprünglichen Typen kennen.

Die grosse Rolle des »crossing-over» bei der Spaltung interspezifischer Polyploide ist jedoch nicht auf das bisher angeführte beschränkt. Schon bei der Bildung des polyploiden Typs wirkt »crossing-over» ein. DARLINGTON (1932 S. 472—474) erklärte das Entstehen der früher als Mutationen angesehenen abweichenden Individuen in der Nachkommenschaft von apomiktischen Arten z. B. *Hieracium tridentatum* (OSTENFELD 1921) als Resultat einer Ausspaltung, die darauf beruht, dass im Restitutionskern Elemente enthalten waren, welche während der Diakinese gepaart waren, weshalb in diesen »crossing-over» stattfinden konnte (vgl. die Ansichten über Prä- und Postreduktion). Dieser Ansicht DARLINGTONS haben sich BERGMAN und GUSTAFSSON angeschlossen. Wenn man überhaupt an die »crossing-over»-Lehre glaubt, deren Wahrheit jetzt wohl nur äusserst wenige bezweifeln, so muss ganz einfach eine Spaltung in Übereinstimmung mit DARLINGTONS Erklärung stattfinden, falls der fragliche Typ heterogene Gemini enthält. Ebenso müssen bei den interspezifischen Polyploiden sowohl die Bindungsverhältnisse wie die Ausspaltung durch das Vorkommen von partieller oder absoluter Bindung bei den diploiden »Grundbastarden» oder durch bisweilen vorkommende interspezifische Paarung bei dem tetraploiden Typ beeinflusst werden. Das Problem gestaltet sich dann verschieden, je nach der Entstehungsweise des tetraploiden Typs.

DRYGALSKI (1935) kreuzte *Saxifraga adscendens* (n = 11) und *Saxifraga tridactylites* (n = 11). Die Reduktionsteilung in F_1 wurde dadurch gekennzeichnet, dass sie annähernd vollständig normal war, mit normaler Syndese usw. F_1 ergab unreduziert Pollen in 4 Promille. Die übrigen Pollenkörner sind wenig vital, weshalb F_2 beinahe durchgehend aus Tetraploiden bestand. Die verdoppelten Bastarde waren jedoch einander sehr unähnlich. Dies kann nach DRYGALSKY nur auf einer entsprechenden Variation von Prä- und Postreduktion oder von Präreduktion und »crossing-over» beruhen. Die Postreduktion wird ja durch »crossing-over» bedingt, weshalb wir ohne weiteres dieses als die Ursache betrachten können. Natürlich müssen die unreduzierten Gameten einander sehr unähnlich sein, da ja die Syndese normal war. Durch »crossing over» tauschen die Chromosomen Stücke aus, die Chromosomen werden einer Rekombination unterworfen. Solche Rekombinationen müssen am häufigsten sein, wenn der diploide Bastard eine ungestörte Syndese hat, aber selten wenn Syndese bei dem ursprünglichen Bastard nur vereinzelt vorkommt. Ist die Syndese bei dem diploiden Bastard schwach, so sollte man deshalb die Ausspaltung bei der Synthese des Polyploids nur selten beobachten können. Es kommt natürlich selten vor, dass die arttrennenden Eigenschaften durch Gene in gerade den Chromosomen bedingt werden, die bisweilen gebunden werden. Ist die Syndese bei dem Bastard dagegen stark oder vollständig, so muss, wenn es auf einmal gelingt, eine Anzahl intraspezifischer Polyploide zu synthetisieren, die Spaltung

deutlich hervortreten, was ja auch bei DRYGALSKIS *Saxifraga*-Kreuzungen der Fall war. Genome, die in dem verdoppelten Bastard enthalten sind, sind also nicht eine Summierung von Genomen bei den beiden diploiden Stammindividuen, sie sind mehr oder weniger rekombiniert, denn ihre Chromosomen sind rekombiniert. MÜNTZING (1930 b, 1932 b) ist der Ansicht, dass es in seinem synthetisierten *Galeopsis Tetrahit* zwei *speciosa*, ein *pubescens* und ein rekombiniertes Genom gab. Diese Ansicht wurde von KIHARA (1931 a) kritisiert, der das von MÜNTZING als rekombiniert betrachtete Genom tatsächlich für ein *pubescens*-genom hält. Durch Nachweis u. a. davon, dass das artifizielle *Tetrahit AT* nicht vollkommen konstant ist, meinte MÜNTZING KIHARAS Kritik widerlegt zu haben. MÜNTZINGS Ansicht ist sicher richtig, aber da die Syndese bei dem diploiden Bastard *pubescens* × *speciosa* stark ist, müssen auch die andere Genome rekombiniert sein.

Ist ein interspezifischer tetraploider Typ durch somatische Verdoppelung eines diploiden Typs oder durch Vereinigung von Gameten von zwei intraspezifischen Tetraploiden entstanden, so werden sämtliche Pflanzen einander gleich. Die Pflanzen in deren Nachkommenschaft brauchen jedoch nicht immer gleiche Spaltungen zu ergeben. Das Vorkommen von mehr oder weniger reichlicher interspezifischer Paarung muss zur Folge haben, dass durch »crossing over» die Gene der einen ursprünglichen Art in ein Chromosom gebracht werden können, das hauptsächlich aus Elementen, die von dem anderen herstammen, aufgebaut ist. Bei *Primula Kewensis* würde man also davon sprechen können, dass bei gewissen Pflanzen *verticillata*-Faktoren in ein *floribunda*-Chromosom verlegt worden sind und umgekehrt. Pflanzen, die nur reine *floribunda*- und *verticillata*-Chromosomen enthalten, können also ausser in Ausnahmefällen und dann in niedriger Frequenz (interspezifische Syndese) Spaltung einer gewissen Eigenschaft zeigen, während diese Eigenschaft bei Pflanzen, wo sie in ein artfremdes Chromosom gekommen ist, starke Spaltung aufweisen muss. Hierin liegt vielleicht die Ursache von PELLEWS und HEINRICHERS verschiedenen Resultaten. An dem Bastard *Euchlaena perennis* × *Zea mays* haben COLLINS & LONGLEY (1935) Berechnungen über die Korrelation zwischen »Allo»- und »Auto»-syndesefrequenz ausgeführt. Bei F_1 war der Autosyndesekoeffizient $t = 0{,}80$. Bei den folgenden Generationen schwankte t zwischen 0,54 und 0,82. Ich bin der Ansicht, dass dies vermutlich auf einer Rekombination von Chromosomen nach »Allosyndese» und deshalb veränderten Syndeseverhältnissen beruht. Ist WINGES Hypothese der Erklärung des Entstehens von Speltoiden und Fatuoiden richtig, so müssen auch die Speltoidfaktoren in die C-Chromosomen eingeführt werden können. Gewisse Typen von Speltoiden müssen daher ganz andere Erblichkeitsverhältnisse zeigen als andere. Solche gibt es auch, aber ob sie sich auf diese Weise erklären lassen, kann ich nicht beurteilen. Ich will nur daran erinnern, dass nach SANSOME & PHILP (1932), HUSKINS um gewisse konstante Fatuoiden zu erklären, zu der Hypothese gegriffen hat, dass »crossing over» zwischen semihomologen Chromosomen stattgefunden hat.

Wenn das Verhältnis so ist, wie bei *Galium 2MV*, wo hinsichtlich gewisser Eigenschaften ungefär 20 % von F_1 ein abweichendes Aussehen zeigten, so muss

eine ganze Anzahl der mit *2MV* übereinstimmenden Individuen *M*-Gene enthalten, die in den V-Chromosomen und umgekehrt liegen. Von einer ganzen Anzahl »*2MV*» (welche nicht die F_3-Generation der Kombination $4M \times 4V$ bilden) kann vorausgesagt werden, dass sie im Besitz einer lebhafteren Spaltung sind als wirkliche *2MV*.

Durch »crossing over» können also zwischen interspezifischen Chromosomen Stücke ausgetauscht werden, was von grösster Wichtigkeit ist, da neue Chromosomentypen entstehen können (vgl. POOLES *Crepis*) und die Bindungsverhältnisse der Pflanze sich ganz verändern können. Solche Rekombinationen müssen am häufigsten sein, wenn interspezifische Syndese vorzukommen pflegt, wirken dann aber wenig verändernd auf die Syndese der Individuen in den folgenden Generationen ein. Dagegen müssen die Rekombinationen seltener sein, wenn interspezifische Syndese zu den Ausnahmen gehört, sie erhalten dann aber um so grösseren Einfluss auf die Syndese der folgenden Generation,

Wenn bei einem diploiden Bastard die unreduzierten Gameten, die der Anlass zum Entstehen eines interspezifischen tetraploiden Typs gegeben haben, durch Kernverschmelzungen in dem Archespor entstanden sind, so müssen, wenn die Verschmelzung später als während des Zygotäns stattgefunden hat, die Rekombinationen stark werden, falls der Bastard eine stärkere Syndese aufwies. Hat dagegen die Verschmelzung weit früher stattgefunden, so muss der Fall analog werden mit dem, wo diploide Gameten von intraspezifischen Tetraploiden kopuliert haben.

Die Ursache der Variation, die MÜNTZING bei seinem synthetisierten *Galeopsis Tetrahit* beobachtet hat, ist in Übereinstimmung mit den obenangeführten Erwägungen wohl nicht ausschliesslich in dem rekombinierten Genom zu suchen, sondern auch darin, dass von den übrigen drei Genomen p, p und s nur eines von den p-Genomen als rein betrachtet werden kann, alle übrigen enthalten vielleicht reichlich rekombinierte Chromosomen. (Nach meinen Formeln würde man MÜNTZINGS *Galeopsis AT* am ehesten schreiben *Galeopsis* $P»PS\frac{PS}{2}$»). Das in der Natur vorhandene *Galeopsis tetrahit* muss dann auch aus einer Anzahl getrennter Linien bestehen (die dann in den rekombinierten *speciosa-* und *pubescens*-Chromosomen begründet sind), wenn dieses nun durch Vereinigung von unreduzierten Gameten gebildet wurde, was wohl am wahrscheinlichsten ist. Ob dieses solche Linien aufweist oder nicht, ist mir unbekannt. Tut es dies nicht, so ist es wahrscheinlich durch somatische Verdoppelung entstanden.

Bei Tetraploiden mit reichlich rekombinierten Chromosomen ist es durchaus notwendig, dass dessen ungeachtet eine Syndese zwischen bestimmten Chromosomen stattfindet, damit der tetraploide Typ nicht ebenso reichliche Spaltungen wie der ursprüngliche Bastard aufweist. Da es sich nicht mehr um »reine», sondern um rekombinierte Chromosomen handelt, ist es kaum richtig, hier von intra- und interspezifischer Syndese zu reden. Es kann jedoch ohne weiteres angenommen werden, dass die Partner in einem Geminus hier diejenigen sind, die einander am meisten »gleich» (= »homolog») sind, weshalb ein prinzipieller Unterschied kaum vorliegt. Die Ausdrücke inter- und intraspezifische Syndese

können also immer noch angewandt werden, obwohl sie kaum richtig angemessen sind.

Im vorhergehenden habe ich interspezifische Polyploide, bei denen der Partner des ursprünglichen Typs von verschiedenem Polyploiditätsgrad war, vermeidet. Alles was oben über die intraspezifischen Tetraploiden gesagt wurde, dürfte jedoch auch für die Polyploiden von höherer Ordnung gelten, obwohl das System dann komplizierter wird als das geschilderte. Solche kompliziertere interspezifische Polyploiden wurden in verschiedenen Pflanzengattungen erzielt, z. B. *Solanum*, *Nicotiana* und *Aegilops-Triticum*. Von der letzteren Art sind bis heute wenigstens zehn verschiedene synthetisiert worden. (Vgl. OEHLER 1936).

KAPITEL V.

Fertilität und Sterilität bei den Polyploiden.

Früher hat man vermutet, dass die Fertilität bei den Polyploiden annähernd proportional zu derselben bei dem entsprechenden »Grundtyp» war (vgl. DARLINGTON 1932). Dies sollte teils darauf beruhen, dass wenn beim »Grundtyp» die Syndese normal ist, beim polyploiden Typ Multivalente entstehen, welche zur Bildung von Nachzüglern oder ungleicher Chromosomenverteilung und somit zu sporogenetischen Störungen beitragen, teils darauf, dass wenn der »Grundtyp» steril ist, dies auf mangelnder Syndese und sich daraus ergebenden sporogenetischen Störungen oder darauf beruht, dass nach normaler Syndese eine Segregation folgt, welche zur Bildung von non-vitalen Kombinationen führt und dass bei entsprechendem polyploiden Typ volle Syndese eintritt, die ihr interspezifisch ist, was das Ausspaltungen von solchen Kombinationen unmöglich macht. Es wurden jedoch bald Ausnahmen von der obenstehenden Regel angetroffen. Ebenso fertil sind auch, wenn keine besonderen Komplikationen zustiessen, die 2-, 4- und 6-Typen unter den *Galieae*-Arten mit intraspezifischer Polyploidie. Steril sind in höherem oder geringerem Grade wenigstens gewisse Formen von sowohl »Grundtypen» wie entsprechenden »verdoppelten Typen» in vielen Kombinationen (vgl. POOLE 1932 und darin angeführte Literatur), Diese Fälle beruhen darauf, dass die Sterilität und Fertilität durch mehrere verschiedene Faktoren verursacht wird. Eine Zusammenstellung der theoretisch denkbaren, die von Chromosomenbindung und Segregation abhängen, wird in Tab. XXII gegeben.

Experimentell hergestellte Tetraploiden sind oft im Vergleich mit den ursprünglichen Typen durch herabgesetzte Fertilität gekennzeichnet. In starkem Kontrast zu dieser Tatsache steht das Verhältnis bei den in der Natur gefundenen intraspezifischen Polyploiden. Bei MÜNTZING (1936) sind eine ganze Reihe Beispiele angeführt, weshalb ich es nicht für nötig halte, dieselben hier aufzuzählen, sondern den Leser auf diese wichtige Arbeit verweise. Der nachgewiesene Unterschied wird zweifellos einigermassen durch den Unterschied in der Multivalentenbildungsfrequenz bedingt und hat somit vermutlich oft seinen Grund in der Chromosomendiminution, welcher die in der Natur vorkommenden intra-

Tabelle XXII.

Fertilitäts- und Sterilitätsverhältnisse bei korrespondierenden 2n- und 4n-Typen.

Die Eigenschaften des Ursprungstypus		Die Eigenschaften des korrespondierenden Polyploids			
Der Ursprungstypus hat nur Gemini	I. Der Ursprungstypus ist fertil.	Polyvalente kommen vor.	Die Polyvalenten teilen sich glatt und symmetrisch.		F.
			Die Polyvalenten teilen sich träge oder asymmetrisch.	Die vorkommenden Aberrationen wirken abschwächend auf die Gametenvitalität ein.	S.
				Die vorkommenden Aberrationen wirken nicht auf die Gametenvitalität ein.	F.
		Nur Gemini kommen vor.			F.
	II. Der Ursprungstypus, ist steril, weil intraspezifische Chromosomenkombinationen, die nichtvital sind, gebildet werden.	Die Syndese ist ganz intraspezifisch. Polyvalenten kommen vor.	Die Polyvalenten teilen sich glatt und symmetrisch.		F.
			Die Polyvalenten teilen sich träge oder asymmetrisch.	Die vorkommenden Aberrationen wirken abschwächend auf die Gametenvitalität ein.	S.
				Die vorkommenden Aberrationen wirken nicht auf die Gametenvitalität ein.	F.
		Nur Gemini sind vorhanden.			F.
		Die Syndese ist ± interspezifisch.			S.
Der Ursprungstypus hat Univalente und Gemini	III. Der Ursprungstypus ist steril infolge ungleichmässiger Chromosomenverteilung.	Polyvalenten kommen vor.	Die Polyvalenten teilen sich glatt und symmetrisch.		F.
			Die Polyvalenten teilen sich träge oder asymmetrisch.	Die vorkommenden Aberrationen wirken abschwächend auf die Gametenvitalität ein.	S.
				Die vorkommenden Aberrationen wirken nicht auf die Gametenvitalität ein.	F.
		Nur Gemini kommen vor.			F.
	IV. II und III kombiniert.	je nach der Teilungsmechanik			F. oder S.

F = normale Fertilitätsverhältnisse.
S = die Sterilität ist mehr oder weniger ausgeprägt.

spezifischen Polyploiden ausgesetzt waren. Die Hauptursache für den Unterschied will MÜNTZING (1936) in einem vom Sporophyt bedingten Sterilitätsphänomen und in einem Selektionsverlauf suchen. Die in der Natur gefundenen intraspezifischen Polyploiden sind einer Selektion ausgesetzt gewesen, weshalb nur Typen ohne diplontische Sterilität übriggeblieben sind. Die meisten neugebildeten intraspezifischen Polyploiden besitzen dagegen eine diplontische Sterilität. Diese Betrachtungsweise scheint mir gut mit bekannten Tatsachen übereinzustimmen. Die Sterilität kann jedoch ebenso gut haplontisch (vielleicht auf einem abnormen osmotischen Druck oder etwas ähnlichem beruhend) oder durch das Zusammenwirken von Sporophyt und Gametophyt bedingt sein. Bei der Beurteilung dieser Frage darf man jedoch nicht vergessen, welche Rolle die Fertilitätsverhältnisse des ursprünglichen Typs auf diejenigen des polyploiden Typs spielen müssen, wenn dieser durch Plasmakonstitution oder durch an Chromosomen gebundene Gene bedingt ist (vgl. die Verhältnisse bei *Galieae*).

Wenn die Sterilität bei den neuentstandenen Polyploiden auf durch die Polyploidie veränderten physiologischen Verhältnissen beruht, ist es möglich, dass es die Chromosomendiminution ist, welche diese bei älteren intraspezifischen Polyploiden aufgehoben hat und nicht, dass die abnormen Typen durch einen Selektionsverlauf beseitigt worden sind. Es sind nämlich Gründe zu der Annahme vorhanden, dass die Chromosomendiminution die physiologischen Proportionen des polyploiden Typs vollständig ändert (siehe Kap. VII).

HEILBORN (1935) hat auf Grund bekannter Verhältnisse den Satz formuliert »In diploid plants gametic lethality in Mendelian proportions is connected with segmental interchange and ring-formation (except in a few special cases); in polyploid plants such a connection is generally not found.»

Anlässlich dieser Feststellung versucht HEILBORN eine ähnliche Erklärung für die MENDEL'sche Letalität bei den Polyploiden zu finden, jedoch eine, die nicht vorauszusetzen braucht dass Ringbildung beobachtet sein muss. Für die Polyploiden, in erster Hand *Galeopsis Tetrahit* und verschiedene Apfelrassen führt HEILBORN die Hypothese an, dass »the pollen lethals may be regarded a simple chromosome defiencies». Da keine positive Zeichen vorliegen, dass es sich hierbei um segmental interchange handelt, ist HEILBORN der Ansicht, dass man annehmen kann, dass es sich um eine einfache Translokation handelt. Es scheint mir doch am wahrscheinlichsten zu sein, dass es sich um segmental interchange handelt, die durch »crossing over» zwischen interspezifischen Chromosomen, entweder in mehr oder weniger seltenen Fällen bei dem polyploiden Typ oder auch bei der diploiden Grundform bedingt ist (vgl. SANSOME und PHILP 1932 S. 307). Bei Polyploiden, wo die Syndese hauptsächlich interspezifisch ist, und deren Grundform volle Syndese hatte, ist es besonders wahrscheinlich, dass durch »crossing over» bei der Grundform Linien gebildet werden können, die gerade auf Grund von »chromosome deficiencies», eine gewisse Pollenletalität haben. Die »segmental interchange», die dann zuweilen stattgefunden hat, offenbart sich nicht durch die Anwesenheit von Multivalenten, wenn die ausgetauschten Stücke klein sind und »intraspezifische» Syndese stark begünstigt ist. Die Verhältnisse bei *Galeopsis* sind möglicherweise auf diese Weise bedingt.

KAPITEL VI.

Polyploidie, Chromosomengrösse und Gigaseigenschaften.

In seiner Arbeit von Jahre 1936 zeigte MÜNTZING, dass intraspezifische Polyploide sich von ihren vermuteten Ursprungstypen von niedrigerem Polyploiditätsgrad mehr oder weniger durch eine quantitative Zunahme des Habitus oder wenigstens gewisser Organe unterscheiden. MÜNTZING zählt folgende Unterschiede zwischen dem tetraploiden und dem diploiden Typ auf:

1. Der Stamm beim 4-Typ ist dicker als beim 2-Typ.
2. Der 4-Typ ist höher als der 2-Typ.
3. Der 4-Typ hat grössere Blätter als der 2-Typ.
4. Der 4-Typ hat dickere Blätter als der 2-Typ.
5. Der Index; Länge des Blattes zur Breite des Blattes ist geringer beim 2- als beim 4-Typ.
6. Die Blätter sind dunkler grün beim 4- als beim 2-Typ.
7. Blüten und florale Teile sind beim 4-Typ grösser als beim 2-Typ.
8. Die Samen sind beim 4-Typ grösser als beim 2-Typ.

Nun zeichnen sich jedoch nicht sämtliche Arten mit intraspezifischer Polyploidie durch sämtliche diese Differenzen aus. Ein Teil solcher Arten wird nur durch einige von diesen gekennzeichnet (siehe ferner MÜNTZINGS Tabelle). Gigaseigenschaften zeigen in grösserer oder geringerer Stärke die Polyploiden der kleinchromosomischen *Galieae*-Typen, *Galium aparine* und *Galium parisiense*, ferner *Galium palustre* und unter *Eugalium* die neuentstandene *8-laevigatum*, verglichen mit der *4-laevigatum* (vgl. Teil II, Kap. X). Für *Zea 4-mays* gibt RANDOLPH (1935) an, dass die Gigaseigenschaften mit Ausnahme derjenigen in den reproduktiven Organen äusserlich wenig hervortreten. Nicht einmal in den reproduktiven Organen können irgendwelche Gigaseigenschaften bei sämtlichen untersuchten Vertretern von *Eugalium* ausser bei dem obenerwähnten *8-laevigatum* nachgewiesen werden. Ähnliche Ausnahmen bilden *Primula obconica* (SANSOME & PHILP 1932), *Crepis capillaris* (BABCOCK & NAVASHIN 1930), vielleicht *Silene ciliata* (BLACKBURN 1933), vielleicht *Plantago lanceolata* (MCCULLAGH 1934, der 16-ploide Typ blühte nicht, seine Blattrosette konnte jedoch nicht von normal 2-ploidem *lanceolatum* unterschieden werden), und vielleicht *Plantago major* (SINOTO 1925).

Von grösster Bedeutung für die Richtigkeit einer angetroffenen Korrelation zwischen Gigaseigenschaften und Polyploiditätsgrad muss die Tatsache sein, dass die Individuen von niedrigem und höherem Polyploiditätsgrad, die verglichen werden, wirklich vergleichbar sind. Hat man nur ein Individuum von der einen Art zur Verfügung, so ist der Vergleich mit grossen Fehlerquellen behaftet. Es ist deshalb nicht sicher, dass die negative Korrelation, die zwischen Chromosomenzahl und Gigaseigenschaften bei *Campanula rotundifolia* (BÖCHER 1936) und *Opuntia polyacantha* (STOCKWELL 1935) festgestellt wurde, wirklich vor-

handen ist. Bei *Erophila verna* korrespondiert auch nicht die Chromosomenzahl mit der Grösse (vgl. WINGE 1926, 1933), vermutlich sind die behandelten klein-Arten nicht vergleichbar. Ebenso kann in vielen Fällen, wo angenommen wurde, dass eine positive Korrelation zwischen Polyploiditätsgrad und Gigaseigenschaften nachgewiesen worden ist, die Auffassung, dass die Korrelation genügend deutlich demonstriert worden ist, nicht aufrechterhalten werden.

Die Abweichung von der Korrelation zwischen Chromosomenzahl und Grösse der Organe erklärt MÜNTZING (1936) durch die Hypothese »that there is an optimum for chromosome increase beyond which the individuals become less vigourous if they are viable at all. The position of this optimum seems to be rather different in different organisms». Dies klingt sehr wahrscheinlich. Das verschiedene Vorkommen von Gigaseigenschaften bei verschiedenen Organen spricht dafür, dass dieses Optimum auch für verschiedene Gewebe verschieden ist. In Übereinstimmung mit der Hypothese über das Vorhandensein eines Optimums steht, wie MÜNTZING betonen wollte, der Nachweis, dass die von RANDOLPH (1932) gefundene *Zea 8-mays* ein wenig vitaler Zwerg ist, während *4-mays* im Vergleich zu *2-mays* wenigstens einige Gigaseigenschaften zeigt.

HEILBORN (1933) hat gezeigt, dass für einen bestimmten Pflanzentyp die Anzahl Zellen in den Geweben annähernd konstant ist. Durch die Untersuchungen von u. a. v. WETTSTEIN (1924, 1927) wissen wir, dass mit Steigerung des Polyploiditätsgrades eine starke Zunahme der Zellengrösse in der Regel eintritt. Diese beiden Phänomene sollten zur Bildung ausgeprägter Gigastypen bei Steigerung der Chromosomenzahl führen. WETTSTEIN hat jedoch gezeigt, dass entgegen diese Eroberung von Gigaseigenschaften eine Abnahme der Zellenanzahl in den verschiedenen Geweben wirkt. Offenbar ist dieses Phänomen der Grund dafür, dass eine ganze Anzahl Organe oder ganze Pflanzen bei Vermehrung der Chromosomenzahl nicht bedeutend grösser werden. Dies gilt offenbar für *Zea mays*, für welchen RANDOLPH (1935) angibt, dass die vegetativen Organe nicht in höherem Grade beim *2-* und *4-mays* voneinander abweichen, obwohl Zellen und Stomata in dem letzteren bedeutend grösser sind als in dem ersteren. Die Zunahme der Zellengrösse, die bei *Artemia* (BARRIGOZZI 1934) vorliegt, wird auch nicht von einer habituellen Vergrösserung entsprochen. Solche Formen, welche eine gesteigerte Zellengrösse, aber keine habituelle Grössenzunahme aufweisen, möchte ich Krypto-Gigastypen nennen.

Das von MÜNTZING angenommene Optimum kann dadurch bedingt sein, dass die Zunahme der Zellengrösse bei gesteigertem Polyploiditätsgrad mehr und mehr sinkt, während die Abnahme der Zellenanzahl mehr und mehr zunimmt. Eine obere Grenze für den Polyploiditätsgrad könnte auch dadurch bedingt sein, dass die Zellengrösse nicht beliebig gross sein kann (oder vielleicht eher dass der osmotische Druck in der Zelle nicht beliebig klein sein kann, siehe Kap. VII), oder dass die Zellenanzahl in bestimmten Geweben nicht beliebig klein sein kann.

Sollte das Vorhandensein eines Optimums für die Zunahme des Grades von Gigaseigenschaften die einzige Ursache der nachgewiesenen Abweichungen sein, so kann wohl die verminderte Grösse bei *Galium 4-verum* aber nicht dessen

in gewisser Hinsicht gesteigerte Vitalität erklärt werden. *Galium 4-Mollugo*, das verglichen mit *2-Mollugo* keine Gigaseigenschaften aufweist, könnte dadurch erklärt werden, dass das Optimum bei *Mollugo* gerade zwischen den Polyploiditätsgraden 2 und 4 liegt. Dann ist es jedoch unerklärlich, weshalb der neugebildete *8-laevigatum*-Typ ein ausgeprägter Gigastyp ist. Die Verhältnisse bei *Eugalium* können auch nicht durch die Annahme erklärt werden, dass sich die Zellenanzahl stark verändert hat, denn die untersuchten *Galieae*-Polyploiden, die nicht Gigastypen sind, sind nicht einmal Krypto-Gigastypen, Offenbar ist der ursächliche Zusammenhang bedeutend komplizierter.

Durch die Untersuchungen von HERTWIG, BOVERI u. a. wissen wir, dass für eine bestimmte Art das Verhältnis zwischen der Grösse homologer Zellen proportional ist zur Grösse der Kerne, und dass diese letzteren in einem Proportion-Verhältnis zur Chromatinmasse stehen. Auch wenn dieser Satz nicht vollständig allgemeingültig ist, so enthält er doch viel Wahrheit. Er hat sich in den meisten untersuchten Fällen als brauchbar erwiesen. Hieraus würde direkt der Satz sich ergeben: Die Chromosomendiminution verwandelt die polyploide Gigasform in eine polyploide Form die nicht ein ausgeprägter Gigastyp ist. Der Gedanke, dass die Chromosomendiminution das Entstehen von Gigastypen bei der Verdoppelung der Chromosomenzahl erschwert, ist nicht ganz neu; man kann ihn bei RANDOLPH (1935) zwischen den Zeilen lesen, der offenbar der Ansicht ist, dass die Gigaseigenschaften bei *Zea 4-mays* infolge der Polyploidie und infolge davon entstanden sind, dass auf diese keine Chromosomendiminution gefolgt ist. Eine Lehre, die eigentlich genau dieselbe ist, kommt bei LINDSTROM (1936) vor, der den Gigantismus und die veränderten physiologischen Verhältnisse bei den Polyploiden nicht als Resultat der vermehrten Genmasse, sondern der vermehrten »Chromatinmasse» erklären will. Als Anhalt für den Einfluss der »Chromatinmasse» führt LINDSTROM an, dass bei dem grösseren *Solanum lycopersicum* die Chromosomengrösse und somit die »Chromatinmasse» (nicht die Genmasse) mit 30 % im Vergleich zu dem nahestehenden kleineren wilden *Solanum pimpinellifolium* zugenommen hat, obwohl die Genmasse offenbar nicht verändert ist. Ferner führt LINDSTROM ROHWEDERS (1934) Vergleiche zwischen Chromosomenvolumen und Kerndiameter bei *Dianthus* an sowie FERNANDES (1934) Angabe über grosse Chromosomen bei dem grösseren *Narcissus reflexus* und kleinere bei dem kleineren *Narcissus bulbocodium*. Einen weiteren Beweis bilden die Gigaspflanzen, die gefunden wurden, ohne polyploide zu sein. Diese sind *Phragmites communis pseudodonax* (TISCHLER 1918, 1929). *Primula sinensis* (GREGORY 1909) und vielleicht *Narcissus poeticus* (STOMPS 1919). Alle diese haben grössere Chromosomen als die entsprechenden normalen Typen. In dem Fall von *Phragmites* kann jedoch nach TISCHLER (1918) keine Zunahme der Zellengrösse, wenigstens nicht mit Sicherheit, wenn es sich um embryonale Gewebe handelt, nachgewiesen werden. In seinen Abbildungen zeichnet jedoch TISCHLER (1929) regelmässig bei *pseudodonax* grössere P. M. Z. ein als bei gewöhnlichem *Phragmites communis*. Aus den Untersuchungen von TISCHLER (1918) geht hervor, dass *Phragmites communis* starken individuellen Variationen in der Zellengrösse unterworfen ist. *Pseudodonax* kann daher kaum mit jeder

beliebigen *communis*-Pflanze verglichen werden, und bildet daher keinen direkten Beweis gegen die Hypothese.

In mehr als einer zytologischen Arbeit taucht dann und wann die Ansicht auf, dass Gigantismus bei intraspezifischen Polyploiden mehr hervortritt als bei interspezifischen (in diesen Arbeiten wird eher von auto- und allopolyploiden Typen gesprochen, jedoch in einer Weise, die sich am ehesten mit meiner Auffassung der Ausdrücke intra- und interspezifische Polyploidie deckt). Dies beruht wohl am ehesten darauf, dass in Experimenten hergestellte intraspezifische Polyploiden eine beträchtliche Grössenzunahme zeigen, während mehrere in der Natur angetroffene Polyploiden, die ja in der Regel als interspezifische aufgefasst wurden, oft im Vergleich mit nahestehenden diploiden oder polyploiden von niedrigerem Polyploiditätsgrad nicht als Gigasformen auftreten. Es kann jedoch nicht richtig sein, in dieser Weise Vergleiche anzustellen. Experimentell hergestellte intraspezifische Polyploiden müssen mit experimentell erzeugten interspezifischen (deren Gigaseigenschaften im Vergleich mit dem »Ursprungsbastard» beurteilt werden müssen), und in der Natur angetroffene intraspezifische Polyploiden mit in der Natur angetroffenen interspezifischen verglichen werden. Einen starken Gigantismus weisen viele hergestellte interspezifische Polyploiden auf, z. B. *Aegilotricum* und *Raphanobrassica*. Wie der F_1-Bastard als Vergleichsobjekt beurteilt werden soll, wenn Luxurierung eintrifft, ist ungewiss. Viele in der Natur angetroffene intraspezifische Polyploiden zeigen keinen ausgeprägten Gigantismus. Dies sind u. a. die schon aufgezählten *Galieae, Plantago, Silene ciliata, Vicia* (SVESHNIKOVA 1928, 1929), *Dianthus* ssp. (ROHWEDER 1934). Diese in der Natur gefundenen Typen sind als Polyploide älter als die in Experimenten hergestellten. Ob bei ihnen allen eine Abnahme der Chromosomengrösse stattgefunden hat, ist ungewiss, für mehrere von ihnen ist sie jedoch deutlich nachgewiesen worden. Nach BRUUNS Hypothese müssen ihre Chromosomen sich vermindert haben, falls nun wirklich eine Verminderungstendenz bei ihnen vorhanden ist. Nach der obenstehenden Auseinandersetzung ist es wahrscheinlich geworden, dass ihr Gigantismus dadurch verloren gegangen sein muss. Es ist deutlich, dass inter- und intraspezifische Polyploiden in keiner Weise in ihren quantitativen Eigenschaften voneinander abweichen. Dies ist früher von MÜNTZING (1936) scharf hervorgehoben worden.

Wie in einem vorhergehenden Kapitel erwähnt wurde, ist DARLINGTON der Ansicht, dass die in der Natur gefundenen intraspezifischen Polyploiden als »Autopolyploide» entstanden sind aber dann ihren »autopolyploiden» Charakter verloren haben und »Allopolyploide» geworden sind. Er ist auch der Auffassung, dass sie als Gigastypen entstanden sind, aber dass ihre Gigaseigenschaften später ausgeloscht sind. »The loss of gigantism may be attributed to mutation and segregation». Wie ich der Ansicht bin, dass die Abnahme der Multivalentenfrequenz durch die Chromosomendiminution verursacht sein kann, halte ich es für am wahrscheinlichsten, dass der Verlust der Gigaseigenschaften ebenso bedingt ist.

KAPITEL VII.

Die Bedeutung des Polyploiditätsgrades und der Chromosomengrösse für die physiologischen Eigenschaften der Pflanzenzellen und die ökologischen Verhältnisse der Pflanze.

Während der letzten Jahre sind die intraspezifischen Polyploiden Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Dabei sind so viele Angaben über die verschiedene geographische Verbreitung der Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades, welche denselben oder einander nahestehenden Arten angehören, und auch über andere Verschiedenheiten in den ökologischen Verhältnissen gemacht worden, dass man es jetzt als einwandfrei bewiesen ansehen muss, dass es den Polyploiden möglich ist, neues Land zu erobern, wo entsprechende Diploide nicht gedeihen können (vgl. z. B. ANDERSSON & SAX 1935, BLACKBURN 1933, BÖCHER 1936, FISCHER & SCHWANITZ 1936, HAGERUP 1927, 1931, 1933, MANTON 1934, 1935, MÜNTZING 1936, NAVASHIN 1929, REEVES & MANGELSDORFF 1935, ROHWEDER 1936, SAX 1936, SENJANINOVA 1927, SHIMOTOMAI 1933, SIMONET 1936, STOCKWELL 1935, TISCHLER 1935 und Teil II, Kap. X dieser Arbeit). Der Forscher, der zuerst mit grösstem Nachdruck diesen Satz aussprach, ist der Däne HAGERUP. Eine ganze Anzahl Beispiele von ganz verschiedenen Arten sind von HAGERUP, TISCHLER, MÜNTZING und von FISCHER & SCHWANITZ aufgenommen; ich beschränke mich daher, auf einige Fälle hinzuweisen.

In vielen Fällen ist vom 2-, 4- oder beiden Typen nur eine geringe Anzahl oder ein einziges Individuum untersucht worden, weshalb viele von den Angaben mit gewissem Vorbehalt betrachtet werden müssen. Die am besten untersuchten Fälle sind, was die geographische Verbreitung betrifft, *Nasturtium* und *Biscutella* (MANTON 1934, 1935) und jetzt *Galium Mollugo* und *verum* (siehe teils II Kap. X). So weit es sich um *Nasturtium officinale* handelt, hat der tetraploide Typ ein grösseres Verbreitungsgebiet als der diploide, und dabei eines, das sich nicht so weit südwärts ausdehnt wie das des diploiden Typs. Von MANTONs Karte (MANTON 1935 Fig. 1) erhält man den Eindruck, dass zwischen 50 und 60° geographischer Breite Tetraploiden, Triploiden und Diploiden gemischt vorkommen, zwischen 35 und 50° nur Diploide und in den nördlicheren Teilen dieses Gebietes auch Triploide. Bei *Biscutella laevigata* hält MANTON (1934) die Diploiden für Relikte, sie kommen weiter nördlich vor als die Tetraploide, aber nur innerhalb klimatisch begünstigter Gegenden derjenigen Teile von Mitteleuropa, die während der Eiszeit nicht vom Binneneis bedeckt waren. Die *Biscutella 4-laevigata*-Typen werden als postglaziale Einwanderer betrachtet. Sie kommen in Mitteleuropa in den Gebieten vor, die vom Binneneis bedeckt waren.

Für *Galium verum* und *Mollugo* hat Verfasser gezeigt (Teil II, Kap. X), dass oberhalb von etwa 50° nördlicher Breite nur die 4-Typen vorkommen, während südlich von dieser Linie die 2- und 4-Typen gemischt auftreten. Vielleicht kann man annehmen, dass weiter südlich ausschliesslich die 2-Typen vorliegen.

Aus den meisten anderen Untersuchungen auf diesem Gebiet geht hervor, dass der tetraploide Typ meistens weiter nach Norden reicht als der diploide, das Gegenteil ist jedoch auch bekannt (z. B. *Vaccinium uliginosum* — HAGERUP 1933, *Opuntia* — STOCKWELL 1935, *Campanula rotundifolia* — BÖCHER 1936).

Zu der erstgenannten Art gehört vermutlich *Empetrum hermaphroditum* ein *4-nigrum*-Typ. Nach HAGERUP ist derselbe auf Grönland und in den Alpen verbreitet, während der diploide diöcische *nigrum*-Typ eine südlichere oder mehr an das Tiefland gebundene Verbreitung hat. *Empetrum hermaphroditum* hat jedoch ein anderes Verbreitungsgebiet als HAGERUP geltend gemacht hat. ARWIDSSON (1935) hat gezeigt, dass *hermaphroditum* in Schweden bis nach Härjedalen und Hälsingland hinab vorkommt und dass er sich dann längs der Ostküste bis nach Östergötland hin erstreckt. Selbst habe ich ihn auf mehreren Inseln in den Schären und an einer Stelle auf dem Festland bei der Stadt Trosa beobachtet. Es ist vielleicht doch nicht korrekt Gleichheitszeichen zwischen die Verbreitung von *hermaphroditum* und *4-nigrum*, zwischen »*nigrum*» und *2-nigrum* zu setzen, denn es ist keineswegs ausgeschlossen, dass die beiden »Arten» beide als 2- und 4-Typen vorkommen (HAGERUP würde dann bei *Empetrum* denselben Fehler begangen haben, den HOMEYER bei *Galium Mollugo* und Verfasser bei *Galium verum* beging). Vollkommen unmöglich ist es vielleicht nicht, dass mit der Chromosomenzahlverdoppelung ein Wechsel in der Geschlechtsverteilung stattfand; ich kann mir dies jedoch schwer vorstellen. Die in der Gegend von Trosa gefundenen *hermaphroditum*-Typen sind kaum quantitativ verschieden von *nigrum*. HAGERUP hat angegeben, dass quantitative Unterschiede vorhanden sein sollen. Bei der Fundstelle auf dem Festland (Sjöstugan) kommen gemischt männliche Exemplare von *nigrum* und *hermaphroditum*-Individuen vor. Diese beiden Typen stimmen habituell ganz miteinander überein. Eine Nachuntersuchung eines grossen Materials von *hermaphroditum* und *nigrum* wäre sicher von Interesse. Das Material müsste dann von ganz verschiedenem Ursprung sein. Eine Untersuchung des in der Schweiz vorkommenden *hermaphroditum*-Typs würde wohl von Bedeutung sein. Es kann also weder als sicher festgestellt gelten, dass *hermaphroditum* ein tetraploider, »*nigrum*» ein diploider *nigrum*-Typ ist, noch dass *4-nigrum* eine nördlichere Verbreitung hat, *als 2-nigrum*. Das letztere ist trotzdem das wahrscheinlichste, da das von HAGERUP untersuchte grönländische Material tetraploid, das dänische diploid war.

Auch andere Unterschiede als die geographische Breite sind zwischen den Stellen, an denen einander nahestehende Polyploide von verschiedenem Polyploiditätsgrad vorkommen, beobachtet worden. Unter anderem wurden folgende Unterschiede zwischen solchen Polyploiden wahrgenommen:

1. Die Type von höherem Polyploiditätsgrad (unten H-Type genannt) sind zum Unterschied von denen von niedrigerem (unten N-Type genannt) Meeresstandpflanzen (*Chrysanthemum* — SHIMOTOMAI 1933, *Festuca* — vgl. PETO 1933, JENKIN 1933, MÜNTZING 1936. — Vgl. auch TISCHLER 1935. — Vgl. Pkt. 4).
2. Das Verhältnis ist gerade umgekehrt zu dem in Punkt 1. (*Agropyrum elongatum* — SIMONET 1936.)

3. Der N-Typ ist zum Unterschied von dem H-Typ eine Schattenpflanze (*Dactylis* — MÜNTZING 1933 a, 1936, vielleicht in gewissem Grade *Galium verum*.
4. Der N-Typ ist eine Wiesenpflanze, der H-Typ an trockene Hügel oder an den Meeresstrand angepasst (*Galium verum*).
5. Der H-Typ ist ein alpiner, der N-Typ ein Tieflandstyp (*Biscutella* — MANTON 1934).
6. Das Verhältnis ist gerade umgekehrt zu dem in Punkt 5 (*Fritillaria* — MATSUURA 1935).
7. Der H-Typ wächst direkt im Süsswasser, der N-Typ nur an feuchten Stellen (auch am Meeresstrand), oder an Stellen, die nur zeitweise unter Wasser stehen (*Galium palustre* + *elongatum*).
8. Der N-Typ kommt auf Äckern, Gartenland und ähnlichen kultivierten Stellen vor, der H-Typ ausserdem an »natürlichen» Stellen (*Galium aparine* + *Vaillantii*).
9. Der H-Typ kommt hauptsächlich als Adventivpflanze, der N-Typ wild im Walde vor (*Stellaria neglecta* — PETERSON nach MÜNTZING 1936).
10. Der N-Typ kommt auf salzreicheren Substraten als der H-Typ vor (*Potentilla anserina* — ROSCOE 1927. Hier ist auch von Interesse zu erwähnen, dass unter den Tieren *Artemia 2-* und *8-salina* verschieden auf Veränderungen des Salzgehaltes des Mediums reagieren. — GROSS 1932.)
11. Der H-Typ kommt ausschliesslich auf Fettwiesen vor (*Myosotis* — GEITLER 1936).
12. Der H-Typ verträgt nitratreichere Substrate besser als der N-Typ (*Dianthus* — ROHWEDER 1934).
13. Der H-Typ verträgt kalkhaltigere Substrate besser als der N-Typ (*Dianthus* — ROHWEDER 1934, vgl. auch ROHWEDER 1936).
14. Der H-Typ verträgt im Gegensatz zum N-Typ nicht ein Substrat, das sich durch härteren Lehm auszeichnet (*Galium verum*).

Diploide und polyploide Type unterscheiden sich auch in der Entwicklungsgeschwindigkeit. Triploide Individuen von *Crepis capillaris* entwickeln sich langsamer und blühen später als diploide (NAVASHIN 1929). Ähnliche Angaben liegen für *Oenothera* vor (DE VRIES 1906, GATES 1913, 1915, HERIBERT-NILSSON 1929 und STOMPS 1925). Für Äpfel-Rassen zeigte HEILBORN (1935) statistisch, dass triploide Type zur Nachreife längere Zeit nötig haben als diploide. Mehrere ähnliche Beispiele finden sich bei MÜNTZING (1936).

Bei *Galium Mollugo* und *verum* hat es sich jetzt, wo ein grosses Material untersucht ist, gezeigt, dass ein Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit bei den 2-, 4- und eventuelle 6-Typen nicht vorliegt. Dagegen ist ein deutlicher Unterschied bemerkbar in der Blütezeit, Fruchtsetzungszeit usw. bei *Galium aparine* coll., *Galium 8-laevigatum*, verglichen mit *4-laevigatum*, und bei *Galium palustre*. In der *palustre*-Reihe ist der Unterschied bedeutend, etwa 3 Wochen (viele Floren geben im Gegensatz hierzu an, dass *Galium elongatum* ungefähr 2 Wochen später blüht als *palustre*, es ist also möglich, dass eine Variation vor-

liegt), *8-laevigatum* weist eine weniger extreme Verspätung (ungefähr 1 Woche) auf. Die verspäteten *Galium*-Typen bilden gerade die Fälle, wo die Zellengrösse zugenommen hat. *Galium* ist also ein leuchtender Beweis für MÜNTZINGs Satz »it is probable that a change in cell size will also have physiological consequenses». Auf Grund der Tatsachen bei den »saisondimorphen» Galieen und deren zytologischen Verhältnissen vermutete ich (1936 a), dass bei anderen »saisondimorphen» Arten die Sachlage dieselbe war und äusserte den Verdacht, dass bei *Rhinanthus* und ähnlichen die Aestivalformen N-Type, die Autumnalformen H-Type waren. Nun hat es sich ja gezeigt, dass die Saisondimorphie nicht so bei *Galium verum* aber wohl bei *Galium palustre* bedingt war. Da die autumnale Form von *palustre* im Gegensatz zu der von *verum* ein ausgeprägter Gigastyp ist, habe ich noch immer den Verdacht, dass die Saisondimorphie unter *Rhinanthus* und nahestehenden Typen, wo ja die Gigasnatur bei den Autumnalformen oft ausgeprägt ist, durch Polyploidie bedingt ist (oder möglicherweise durch verschiedene Chromosomengrösse). Eine Untersuchung dieser Fälle wäre sicher von Interesse.

JÖRGENSEN (1928) ist es gelungen, zu zeigen, dass Samen von tetraploiden Tomaten langsamer keimen als diploide. Obwohl ein grosses Samenmaterial von *Eugalium* gekeimt ist, konnte ein solcher Unterschied nicht nachgewiesen werden. Leider sind ähnliche Versuche nicht mit den *Galium*-arten ausgeführt worden, die bei gesteigertem Polyploiditätsgrad keine Chromosomendiminution aufgewiesen haben. Von *8-laevigatum* habe ich nur 4 Samen besessen, von welchen nur 2 keimten und dann auch nur äusserst langsam, was wohl eher auf einem anderen Faktor als der Polyploidie beruht, da die Keime bald abstarben. Regeneration von Stecklingen oder Kallus findet schneller statt, wenn es sich um haploide als wenn es sich um diploide Typen bei Tomaten handelt (LINDSTROM 1936). Hiermit stimmt auch überein, dass die Bildung von Adventivwurzeln leichter stattfindet bei den Zweigen von *Empetrum 2-* als bei denen von *4-nigrum*. Im Gegensatz zu den jetzt aufgezählten Fällen haben die Type höheren Polyploiditätsgrads bei *Festuca ovina* eine ausgeprägtere Tendenz zur Vivipari als die anderen (TURESSON 1930). Ferner bilden sich Adventivsprosse von den Wurzeln bei *Biscutella 4-laevigata*, aber nicht bei *2-laevigata*. Man kann also zwei Typen unterscheiden, nämlich eine, wo Steigerung der Chromosomenzahl die Regenerationsfähigkeit begünstigt, und eine, wo dieselbe herabgesetzt wird.

Nach HERIBERT-NILSSON (1920) und RANDOLPH (1936) wachsen in dem Stempelgewebe die Pollenschläuche von tetraploiden Typen langsamer als diejenigen von diploiden Typen (*Oenothera* bzw. *Zea*). Im Gegensatz dazu gibt GOTOH (1931) an, dass die erstgenannten in artifiziellem Medium rascher wachsen.

In der Teil II, Kap. X wurden eine Reihe Tatsachen angeführt, die dafür sprechen, dass bei den 4-Typen in der Sektion *Galieae* eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Kälte besteht als bei den 2-Typen. Ähnliche Beobachtungen wurden bei der Gattung *Avena* gemacht (NISHIYAMA 1934), wo der Diploidie, Tetraploidie und Hexaploidie eine steigende Scala der Widerstands-

ähigkeit entspricht. *Nasturtium 4-officinale* ist nach MANTON (1935) widerstandsfähiger als *2-officinale*. Ganz im Gegensatz zu dem jetzt angeführten hat eine Verdoppelung der Chromosomenzahl bei *Oenothera Lamarckiana* (GATES 1915), *Solanum lycopersicum* und nahestehenden Arten (SCHLÖSSER 1936 a) und *Brassica* (SCHLÖSSER 1936 a) eine herabgesetzte Widerstandsfähigkeit gegen Kälte zur Folge.

In einem Fall wurde nachgewiesen, dass die Widerstandskraft gegen Pilzangriffe bei Steigerung des Polyploiditätsgrades grösser wurde. NILSSON-EHLE (1936) hat gezeigt, dass die sogenannte Riesenespe (triploide *Populus tremula*, MÜNTZING 1936) weniger von *Polyporus* angegriffen wird, als die gewöhnliche Espe.

Durch Untersuchungen von vorzugsweise experimentell hergestellten intraspezifischen Polyploiden hat sich herausgestellt, dass mit der Steigerung des Polyploiditätsgrades Veränderungen in den chemischen und physiologischen Proportionen der Pflanzenzellen stattfinden. Natürlich sind diese für die verschiedenen Reaktionsnormen verantwortlich, welche die Diploiden und Polyploiden aufweisen. Unter anderem wurden folgende Veränderungen, welche direkt auf die Veränderungen in der Pflanzenzelle zurückzuführen sind, beobachtet.

1. Die Zellengrösse nimmt zu
2. Der osmotische Wert in den Zellen sinkt (für Moose nachgewiesen von BECKER (1931) für einige Phanerogamen von SCHLÖSSER 1936 a, b).
3. Die Fähigkeit, den osmotischen Druck zu regulieren, sinkt (SCHLÖSSER, nachgewiesen für *Solanum* und *Brassica*).
4. Der Aschegehalt sinkt (KOSTOFF und AXAMITNAJA 1935 für Tomaten).
5. Der Zellulosegehalt sinkt (D:o).
6. Der Wassergehalt steigt (D:o, SCHLÖSSER 1936).
7. Der Vitamingehalt steigt (SANSOME & ZILVA 1933, CRANE & ZILVA 1931, vgl. auch MÜNTZING 1936 S. 367, GÖTHLIN 1935 und HEILBORN 1935).
8. Der Stärkegehalt steigt (nachgewiesen von HEILBRONN 1928 für *Polypodium aureum*).
9. Der Gehalt an einigen anderen Stoffen steigt, z. B. die Geschmackstoffe beim Tee (KARASAWA 1932, 1935, vgl. doch SIMURA 1935, in »Jap. Journ. Bot. VIII: 3» referiert).

Bei *Petunia* sind die chemischen Verhältnisse in den Zellen nach Verdoppelung der Chromosomenzahl unverändert, was von KOSTOFF & AXAMITNAJA (1935) nachgewiesen wurde, und was ihrer Ansicht nach darauf beruht, dass die Zunahme der Zellengrösse hier durchaus im entsprechenden Verhältnis zur Zunahme der Chromosomenzahl steht. KOSTOFF & AXAMITNAJA untersuchten auch *Solanum 2-* und *4-lycopersicum*. Hier sind die chemischen Proportionen mit dem Eintreten der Polyploidie verändert, was darauf beruhen soll, dass die Zunahme der Zellengrösse nicht ebenso kräftig ist, wie diejenige der Chromosomenzahl. KOSTOFF & AXAMITNAJA sind demnach der Ansicht, dass für die Bestimmung der internen Veränderungen das Gleichgewicht zwischen der Chromosomenzahl (= »Chromatinmasse») und der Zytoplasmamasse von grösster Bedeutung ist.

Eine andere Auffassung findet man bei GATES (1913, 1915), welcher der Auffassung ist, dass für die Geschwindigkeit der Zellteilung das Verhältnis zwischen Zelleninhalt und Zellenoberfläche entscheidend ist. Da es sich nun gezeigt hat, dass die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Zellen bei Veränderung des Polyploiditätsgrades sich ebenfalls verändert haben, so ist es ja wahrscheinlicher, dass dies die Ursache der Veränderungen im Teilungsmechanismus ist.

KOSTOFFS & AXAMITNAJAS Vorstellung von der Ursache der Veränderungen wirkt äusserst verlockend, sie ist aber kaum richtig, was durch BECKERS Versuche mit Moosen nachgewiesen wurde (siehe unten). SCHWANITZ (1932) hat gezeigt, dass bei Steigerung des Polyploiditätsgrades die Grösse der Chloroplasten nicht zunimmt und dass deren Anzahl sich nur wenig oder auch gar nicht im Verhältnis zur Zunahme des Plasmamasse vermehrt. Dadurch wird das Verhältnis ernährende Oberfläche : verbrauchendem Raum abnorm. Dass eine Störung dieser Proportionen verändernd auf die ganze Physiologie der Zelle einwirken muss, ist so gut wie sicher. In diesem Verhältnis wollen auch FISCHER & SCHWANITZ (1936) die Ursache erblicken. Im Gegensatz zu dem bisher angeführten sind bei *Solanum 4-lycopersicum* grössere Chloroplasten angetroffen worden als beim *2-Typ* (WINKLER 1916). Die Frage des intimsten ursächlichen Zusammenhanges ist also, soweit es sich um die mit dem Eintreten der Polyploidie stattfindende Veränderung der physiologischen Proportionen handelt, noch in Dunkel gehüllt. Wir müssen uns mit der Feststellung begnügen, dass in den allermeisten Fällen mit der Veränderung des Polyploiditätsgrades sich auch die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Pflanzenzelle verändern.

WETTSTEIN (1924) hat für Moose vermutet, dass die Relationen zwischen Zelleninhalt und Polyploiditätsgrad bei einer Art durch die Formel $V_n = V_1 \cdot \lambda^{(n-1)}$ ausgedrückt werden können, wobei V_n die Zellengrösse beim Polyploiditätsgrad n, sowie V_1 bei Haploidie ist. λ ist die sogenannte Vergrösserungskonstante. Diese Konstante zeigt nun für verschiedene Arten voneinander abweichende Werte. Für *Anthoceros laevis* führte BORNHAGEN (1926) Werte an, welche einer Vergrösserungskonstante von ungefär 0,5 entsprechen, d. h. bei Verdoppelung der Chromosomenzahl im Tallus werden die Zellen kleiner. Da die erhaltenen Talli mit verdoppelter Zahl sich hier als besonders lethal und schwer kultivierbar erwiesen haben und sich nur bis zu jungen Stadien entwickelt haben, ist es kaum zutreffend, der Zellenverkleinerung irgend einen Wert beizumessen. Die Haploiden und Diploiden sind hier natürlich nicht vergleichbar. In keinem Fall ist also eine Abname der Zellengrösse bei Zuname des Polyploiditätsgrades experimental festgestellt worden. BECKER (1931) hat gezeigt, dass die Zunahme des Zelleninhaltes bei den Moosen von einer Abnahme des osmotischen Wertes begleitet wird, die Korrelation zwischen den zwei Phänomenen tritt äusserst stark hervor. Die Abnahme des osmotischen Wertes sollte ja eine herabgesetzte Kälteresistenz bei der fraglichen Pflanze zur Folge haben, soweit diese nicht als Ersatz eine gesteigerte Fähigkeit erhalten hat, diesen Wert zu regulieren. Man könnte vermuten, dass *Polypodium aureum* eine solche Fähigkeit besitzt, bei welcher Art HEILBRONN (1928) nachgewiesen hat, dass die Stärkeproduktion bei dem tetraploiden im Vergleich zum diploiden Typ

bedeutend gesteigert ist. Durch Verwandlung der Stärke in Zucker könnte vielleicht dieser tetraploide Typ in grösserem Umfang als der diploide einen schwankenden osmotischen Wert aufweisen. In direktem Gegensatz dazu hat SCHLÖSSER (1926 a, b) für *Solanum cerasiforme, Solanum racemigerum* und *Brassica Lembkes Hochzuchtwinterrübe,* gezeigt, dass bei Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht nur der osmotische Wert, sondern gleichzeitig auch die Fähigkeit, den osmotischen Wert zu regulieren sinkt. In Übereinstimmung damit waren die Tetraploiden bedeutend kälteempfindlicher als die Diploiden. Infolgedessen können wir vermuten, dass diese Tetraploiden einen beträchtlichen Teil ihrer Fähigkeit, den osmotischen Wert zu regulieren, verloren haben, sowie dass die Kälteresistenz herabgesetzt ist. In scharfem Gegensatz dazu stehen die Erfahrungen, die man durch Untersuchungen von in der Natur angetroffenen intraspezifischen Polyploiden gewonnen hat. Die hochploiden Typen sind ja oft widerstandsfähiger gegen Kälte, haben eine grössere nördliche Verbreitung, wachsen am Meeresstrand usw., alles Eigenschaften, welche nicht auf eine herabgesetzte osmotische Fähigkeit, sondern eher darauf hindeuten, dass der osmotische Wert und die Fähigkeit, diesen zu regulieren, gesteigert ist. FISCHER & SCHWANITZ (1936) wollten dies so erklären, dass ebenso wie bei *Anthoceros* die Vergrösserungskonstante kleiner als 1 ist, d. h., bei Steigerung des Polyploiditätsgrades ist die Zellengrösse herabgesetzt und damit ist auch der osmotische Wert gesteigert worden. Dieser Schlussatz ist wenig berechtigt, da man in keinem Fall bei gesteigertem Polyploiditätsgrad eine Abnahme der Zellengrösse unter Beibehaltung der Vitalität beobachtet hat. Im Zusammenhang mit den Veränderungen bei der Pflanze nach gesteigertem Polyploiditätsgrad schreibt MÜNTZING (1936): »The morphological alterations are known to result mainly from the increased cell size. A priori it is probable that a change in cell size will also have physiological consequences.» Ist dieser Satz richtig formuliert und hat die in früheren Kapiteln erwähnte Chromosomendiminution eine Abnahme der Zellengrösse zur Folge, so muss diese auch verändernd auf die physiologischen Proportionen der Zellen einwirken. Es ist daher am einfachsten sich zu denken: Der Unterschied zwischen den Veränderungen der physiologischen Eigenschaften der Zellen, die man beim Studium in der Natur vorkommender und experimentell erzeugter Polyploidie beobachtet hat, ist von der früher beschriebenen Chromosomendiminution abhängig.

Vermutlich könnte durch Untersuchung der osmotischen Verhältnisse bei diploiden und polyploiden Galieen, mit und ohne Chromosomendiminution, unsere Kenntnis über die hierhergehörenden Fragen noch bedeutend erweitert werden. Verfasser hofft, in Zukunft die Gelegenheit zu erhalten, solche Untersuchungen auszuführen.

KAPITEL VIII.

Das Zusammenspiel zwischen der physiologischen Natur des Plasmakörpers und der Chromosomendiminution.

(Eine Hypothese.)

Man kann sich folgende Vorstellung davon machen, wodurch der Vorgang der Chromosomendiminution bedingt ist. Wir postulieren Folgendes: In der Zelle muss teils Gleichgewicht zwischen der totalen »Chromatinmasse» und dem »physiologischen Wert» des Plasmas, teils Gleichgewicht zwischen dem letzteren und der »Chromatinmasse» jedes einzelnen Chromosoms bestehen. Bei Störung des Gleichgewichts haben die Chromosomen die Möglichkeit, durch Änderung ihrer Masse die Verhältnisse zu regulieren und so früher oder später das Gleichgewicht wiederherzustellen. Durch Erhöhung des Polyploiditätsgrades ist die Zellengrösse vermehrt, der osmotische Wert gesenkt, die chemischen Proportionen verändert worden (direkt oder indirekt eine sekundäre Folge der Veränderung der totalen »Chromatinmasse»?). Es wird dies als eine Senkung des physiologischen Wertes der Zelle bezeichnet. Das Gleichgewicht zwischen den einzelnen Chromosomen und dem physiologischen Wert ist gestört. Die Chromosomen beginnen ihre Diminution. Hierdurch wird die totale »Chromatinmasse» verändert, weshalb nun behufs Beibehaltung des Gleichgewichts zwischen dieser und dem physiologischen Wert die chemischen Proportionen im Plasma verändert werden. Folglich sind nun die Bedingungen für eine Diminution andere, diese führt daher in verminderten Stärke fort, vielleicht kann man sich sogar in gewissen Fällen eine Vergrösseruug der einzelnen Chromatinmassen als Folge denken. Diese aufeinander wirkenden Prozesse bilden eine komplizierte Kette. Schliesslich wird ein Gleichgewichtszustand erreicht. Ist dies geschehen, so kann die fragliche Art ihre physiologischen Proportionen völlig verändert haben; diese können nun ganz verschieden von den Proportionen des neugebildeten Typs mit der nunmehr erhöhten Chromosomenzahl wie auch von denen des Ursprungstyps mit seinem niedrigeren Polyploiditätsgrad sein.

Ist die Hypothese richtig, so würde u. a. der osmotische Wert der Zellen (Gehalt an osmotisch wirksamen Stoffen) und demnach ihr »physiologischer Wert» unter der Kontrolle der »Chromatinmasse» stehen. Der osmotische Wert vermag ja die Pflanze bei Kultivierung auf verschiedenen Substraten oder unter Einfluss verschiedenen Milieus zu regulieren. Wenn relativ junge Polyploide infolge ihrer Konstitution nur in einem gewissen Milieu gedeihen, muss das Gleichgewicht nach dem Beginn der Chromosomendiminution verschieden rasch erreicht werden können; es ist sogar denkbar, dass schon vor diesem Beginn das Gleichgewicht erreicht ist. Bei der Ausgestaltung der endgültigen Natur der Polyploiden würde demnach das Milieu eine beträchtliche Rolle spielen. Hierin könnte man die Ursache dafür suchen, dass bei *Galium 8-palustre* die Chromosomendiminution so unbedeutend ist und die Gigaseigenschaften beibehalten werden. Nach dem Eintritt der Polyploidie haben vielleicht nur diejenigen

Samen, die auf die »feuchtesten» Stellen gefallen sind, vitale Pflanzen entwickeln oder es haben sich nur die Pflanzen auf den »feuchtesten» Stellen vermehren können. Nach einer unbedeutenden Diminution ist das Gleichgewicht erreicht worden, das dann für alle Zeiten erhalten bleibt, aber nur in einem bestimmten Milieu.. In allen anderen Milieus ist der Typ letal, sofern nicht eine neue Diminution eintritt. Die Folge der hier skizzierten Vorgänge ist die, dass verschiedene Polyploide sich in verschiedenem Grade von den Ursprungstypen entfernen werden, und dass verschiedene Ökotypen sich herausdifferenzieren können.

Kann die Chromosomendiminution (oder das Gegenteil) eine ähnliche Rolle bei Diploiden spielen? Hier besteht natürlich ein Gleichgewicht in dem System, das jedoch bei Bastardierung aufgehoben wird. Es ist jedoch denkbar, dass, wenn eine Pflanze durch Kultivierung oder irgendwie durch eine gewisse genetische Konstitution in ein neues Milieu hineingezwungen wird, und Generation nach Generation darin verbleibt, eine Chromosomendiminution bzw. eine Zunahme der Chromosomengrösse erfolgen kann. Auf diese Weise wird die Pflanze an das betreffende Milieu gebunden. Das Milieu könnte demnach teilweise verantwortlich für die Herausbildung von Ökotypen und Kulturtypen sein. So liesse sich die Entstehung derjenigen Gigastypen, die nicht Polyploide sind (*Solanum lycopersicum, Primula* usw.), erklären.

Vielleicht ist der ursächliche Zusammenhang ein ähnlicher bezüglich des Unterschiedes der Chromosomengrösse, den DELAUNAY bei Vergleichung nahestehender Arten miteinander beobachtet hat.

Ich will betonen, dass die Vorstellung von dem Zusammenspiel zwischen dem äusseren Milieu, der Grösse der totalen Chromatinmasse, den Grössenveränderungen der Chromosomen und den Veränderungen der physiologischen Natur des Plasmas, wie ich sie in diesem Kapitel vorgetragen habe, eine Hypothese und nichts anderes als eine Hypothese ist. Dass sie in ihren sämtlichen Punkten korrekt wäre, ist nicht anzunehmen wie aber die Vorgänge von mir supponiert worden sind, erklären sie tatsächlich die Unterschiede zwischen in der Natur gefundenen und experimentell geschaffenen Polyploiden, die in mehr als einer Hinsicht als vorhanden nachgewiesen worden sind. Ich will nicht bestreiten, dass eine ganze Reihe bekannter Tatsachen nicht in Übereinstimmung mit der Hypothese stehen, und dass auch in der vorliegenden Arbeit ihr widersprechende Angaben vorkommen, aber mehrere von diesen können darauf beruhen, dass man nicht weiss, ob Chromosomendiminution erfolgt ist oder nicht. Die Zukunft und weitere Forschungen werden darüber zu entscheiden haben, in welchem Grade meine Vorstellungsweise richtig ist und inwieweit Berichtigungen erforderlich sind.

KAPITEL IX.

Polyploidität, Artenverschiedenheit und Inkompatibilität.

Zahlreiche, hauptsächlich in den letzten Jahren ausgeführte Kreuzungsversuche haben ergeben, dass eine Kombination von Typen mit verschiedenen Chromosomenzahlen, ob es sich nun um intraspezifische oder interspezifische

Kombinatione handelt, mit Schwierigkeiten verbunden ist. Bei intraspezifischer Kreuzung muss man annehmen, dass die Schwierigkeiten durch den Unterschied in der Chromosomenzahl oder eher durch die zwischen den Typen bestehenden physiologischen Unterschiede bedingt sind, die Unterschiede also, die auf Chromosomenzahl und Chromosomendiminution beruhen. Bei einer interspezifischen Kombination kommen noch weitere Faktoren hinzu, die als qualitative Unterschiede bezeichnet werden können.

Handelt es sich um Kreuzungen zwischen einander mehr oder weniger nahestehenden Arten mit derselben Chromosomenzahl, so sind die Kombinationen oft ausführbar, vielleicht ebenso oft aber ist ihre Ausführung überhaupt nicht möglich, und nicht selten ist sie nur in der einen Richtung möglich, oder in verschiedenen Richtungen in verschiedenem Grade erschwert.

In den meisten Fällen weiss man so gut wie nichts von der Entwicklung des Embryos und des Endosperms bei interspezifischen, mehr oder minder stark inkompatibel betonten Kombinationen, wo die Partner dieselbe Chromosomenzahl haben. BAUR (1930) gibt an, dass die Kombination *Melandrium album* × *noctiflorum* Embryonen liefert, die nach etwa 8 Tagen absterben. In der Kreuzung *Datura stramonium* × *Metel* (SATINA & BLAKESLEE 1935 a) ist die Entwicklung des Embryos und des Endosperms normal nur in den ersten Tagen, sie beginnen am 5.—7. Tage zu degenerieren. Wird *Linum perenne* als Mutterpflanze mit *L. austriacum* gekreuzt, so erhält man schwach entwickelte Embryonen; die reziproke Kreuzung gibt noch schlechtere Embryonen, die nach 14 Tagen ihre Entwicklung einstellen (LAIBACH 1925, 1930, 1931, HOBUSCH 1934). KOSTOFF (1930) hat gezeigt, dass in vielen *Nicotiana*- und *Nicotiana-Petunia*-Kombinationen die Embryonen im 4- bis 30-Zellenstadium absterben, und dass in anderen inkompatiblen Kombinationen der Pollenschlauch das Ei nicht erreicht. In Galieen-Kombinationen, bei denen die Partner dieselbe Chromosomenzahl haben, können Embryonen und Endosperme in verschiedenen Stadien mit der Entwicklung aufhören und absterben; in der Regel erfolgt das Absterben früh bei *Galium 2-verum* × *2-Mollugo,* in der Kreuzung *Galium silvaticum* × *2-verum* werden nicht wenige vollentwickelte Endosperme und Embryonen normalen Aussehens gebildet, diese Samen aber zeigen keinerlei Keimfähigkeit. Die Kombination *Galium 4-verum* × *4-Mollugo* ist in beiden Richtungen schwer auszuführen, die Embryonen sterben in der Regel früh ab. Dagegen ist es leichter, oft sehr leicht, *2MV* sowohl mit *2MV* als auch mit *4M* und mit *4V* in beiden Richtungen zu kreuzen. Diese Verhältnisse erinnern an die, welche LAIBACH und HOBUSCH bei *Linum* gefunden haben. Es gelang ihnen, künstlich Pflanzen aus den Hybridensamen *Linum austriacum* × *perenne* aufzuziehen, und sie konnten nachweisen, dass die Hybriden untereinander und mit den Eltern leicht zu kreuzen waren. Zu vergleichen sind auch die Verhältnisse, die TJEBBES (1929) bei *Linaria* festgestellt hat (bestätigt von BRUUN 1937); Hybriden konnten miteinander gekreuzt werden, obwohl die Partner, die in den einen eingingen, nicht mit den Partnern, die in den anderen eingingen, gekreuzt werden konnten, und auch mit Arten, die sich mit den Eltern der Hybriden nicht kreuzen liessen. Ähnliche Befunde sind bei Arten der Gattungen *Dianthus* ANDERSSON-KOTTÖ & GAIRDNER 1931, *Salix*

(HERIBERT-NILSSON 1930), *Viola* (CLAUSEN 1931) u. a. gemacht worden; bei einigen von diesen Arten sind jedoch die Chromosomenzahlen nicht dieselben.

Was kann die Ursache des verschiedenen Ausgangs bei reziproken Kreuzungen sein, wenn es sich um eine Kombination von Typen mit derselben Chromosomenzahl handelt, und was ist die Ursache davon, dass gebildete Embryonen absterben? BAUR (1930) erklärt mit HERTWIG, dies müsse darauf beruhen, dass »die beiden verschiedenen Entwicklungsrichtungen sich nicht vereinigen lassen, dass die verschiedenartigen Idioplasmen sich nicht vertragen». Der Unterschied sollte da während der allerfrühesten Phasen nicht sehr gross sein. Nach dieser Ansicht wäre also die interne Konstitution des Embryos entscheidend. Die Erklärung ist zwar sehr ansprechend, und vielleicht trifft sie für wenig verwandte Typen zu, dass aber der Faktor, an den sie sich hält, nicht der einzige und kaum auch nur der bedeutsamste Faktor ist, steht nunmehr fest, u. a. seitdem LAIBACH nachgewiesen hat, dass derartige Embryonen herauspräpariert und zu normalen Pflanzen aufgezogen werden können, und seitdem wir wissen, dass von reziproken Kombinationen die eine mehr oder weniger kompatibel, die andere inkompatibel sein kann. LAIBACH schreibt 1931: ». . . dass *perenne* für den Bastardembryo $p. \times a.$ und *austriacum* für den Embryo $a. \times p.$ schlechte Mütter sind und zwar letztere eine noch schlechtere als erstere. — — — Die somatischen Störungen beruhen auf der genotypischen Verschiedenheit zwischen Mutter und Bastardembryo.» Die Ursache für die schlechte Entwicklung und schwache Vitalität der Embryonen sollte demnach in Störungen des physiologischen Zusammenspiels zwischen Mutter und Embryo und nicht in der internen Konstitution des Embryos zu suchen sein. Diese Störungen sollen nach KOSTOFF (1930) in derselben Weise bedingt sein wie die Antigen-Antikörper-Reaktionen bei der Einwirkung von Sera: »The hybrid embryo will be attacked by the antibodies produce in the maternal organisms». Die Unterschiede bei reziproken Kombinationen hätten ihre Ursache darin, dass Störungen verschieden sind je nach der Konstitution des mütterlichen Individuums. Die Möglichkeit, Genome dadurch zu vereinigen, dass weitere Genome, die sich sonst nicht vereinigen lassen, eingeführt werden, kann darauf beruhen, dass die Unterschiede zwischen Mutter und Embryo ausgeglichen worden sind. Dieselbe Erklärung ist anwendbar, wenn Rückkreuzungen mit Leichtigkeit auszuführen sind, obgleich es schwer gewesen ist, den ursprünglichen Bastard zu erzeugen.

Ist es ohne Schwierigkeit angängig, Arten mit derselben Chromosomenzahl innerhalb einer Gattung oder innerhalb einer engen Sektion einer Gattung zu kreuzen, und lassen sich Typen innerhalb derselben Gruppe mit verschiedenen Chromosomenzahlen nicht miteinander kreuzen, so ist anzunehmen, dass dies lediglich auf der Verschiedenheit der Chromosomenzahlen beruht. Um innerhalb einer Gattung den Einfluss der Chromosomenzahlen auf die interspezifische Inkompatibilität zu beurteilen, ist es daher notwendig, die Vergleiche innerhalb so enger Sektionen wie möglich anzustellen. Bei *Dianthus* konnten ANDERSSON-KOTTÖ & GAIRDNER (1931) keinen Zusammenhang zwischen den wechselnden Kompatibilitätsverhältnissen und der systematischen Stellung und auch nicht den Chromosomenzahlen wahrnehmen. Indem MÜNTZING (1936) die Resultate bei

Dianthus in Gruppen nach dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines Resultats und nach dem Sterilitätsgrad bei den erhaltenen F_1-Produkten einteilte, gelang es ihm, einen Zusammenhang zwischen Polyploiditätsunterschied und Inkompabilität bei dieser Gattung nachzuweisen. In gewisser Weise stellt vielleicht diese Einteilung eine systhematische Einteilung dar. Gruppiert man die Resultate vollständig nach der systhematischen Stellung der Partner, und sieht man zu, in welchen Sektionen Arten mit derselben Chromosomenzahl kompatibel oder inkompatibel sind, so tritt die grosse Bedeutung der Unterschiede des Polyploiditätsgrades für die Inkompatibilität noch stärker hervor. Bei *Dianthus* werden demnach die Kompabilitäts- und Inkompatibilitätsverhältnisse sowohl durch die systhematische Stellung wie durch den Polyploiditätsgrad bestimmt. Bei einer ganzen Reihe Gattungen ist es klar, dass die Inkompatibilität von dem Unterschied im Polyploiditätsgrad oder in der Chromosomenzahl abhängt, oder wenigstens davon beeinflusst wird (siehe MÜNTZING 1934, 1936). Derartige Gattungen sind u. a. *Avena, Triticum, Dianthus, Galium, Chrysanthemum, Iris* (vgl. WERKMEISTER 1936), *Fragaria, Nicotiana, Solanum, Viola, Datura, Petunia* (TJEBBES 1931, WERGIN 1936).

In Tabelle XXIII werden einige Beispiele von dem Kreuzungsresultat angeführt, wenn von einer Art Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades kombiniert worden sind; es liegen hier folglich zwischen den Komponenten nur Unterschiede vor, die durch die verschiedenen Chromosomenzahlen bedingt sind. Aus der Tabelle geht es hervor, dass das Wachstum des Pollenschlauches in dem Stempelgewebe in den meisten Fällen, wenn es sich um intraspezifische Kombinationen handelt, von den Chromosomenzahlen der Kontrahenten abhängt. Die Einwirkung einer Störung des Zahlenverhältnisses 1 : 2 zwischen den Chromosomenzahlen des Pollenschlauches und des Stempelgewebes ist von mehreren Forschern nachgewiesen oder erwähnt worden, so von MÜNTZING (1930, 1933) und von WATKINS (1932). Für *Datura* (eine Ausnahme findet sich jedoch), *Primula* und *Solanum* ist gezeigt worden, dass die Schläuche schlecht wachsen, wenn das Verhältnis 1 : 4 ist, aber noch schlechter, wenn es 2 : 2 ist. Bei *Zea* zeigen die Pollenschläuche des 4-Typs ein schlechteres Wachstum als die des 2-Typs sowohl im eigenen Stempelgewebe wie auch in dem des 2-Typs. Dieses Verhalten steht im Widerspruch zu Resultaten wie bei anderen Gräsern erhalten worden sind, bei denen Pollen hohen Polyploiditätsgrades unabhängig von der Chromosomenzahl des Stempelgewebes leichter Befruchtung bewirkt, als Pollen niedrigen Polyploiditätsgrades (vgl. KIHARA 1932, WAKAKUWA 1930, WATKINS 1925, THOMPSON & ARMSTRONG 1932 u. a.). Mit Ausnahme des *Galium*-Falles (und *Campanula*, für die bezüglich der Wachstumsfähigkeit der Pollenschläuche nichts bekannt ist), ist in den in Tab. XXIII aufgeführten Fällen die Aktivität des Pollenschlauchs oder des Pollens verschieden, wenn das Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen 1 : 2 oder ein anderes ist. Dasselbe Verhältnis bei *Nicotiana*-Kreuzungen führte KOSTOFF (1930) zu der Schlussfolgerung: »The cells of the style of this aberrant plant being larger, offer less mechanical inhibition through a reduced number of cell walls and the larger inter- and intracellular spaces». Bei *Primula* ist jedoch bereits die Keimung des Pollens inhibiert worden, nur 2 % der 2-Körner keimen

Tabelle XXIII.

Intraspezifische Kreuzungen zwischen Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades.

Versuchsobjekte	Resultat, wenn die Mutterpflanze eine höhere Chromosomenzahl als die der Vaterpflanze hat	Resultat, wenn die Vaterpflanze eine höhere Chromosomenzahl als die der Mutterpflanze hat	Verfasser
Campanula persicifolia 2n u. 4n.	Die Samenbildung ist gering, die Keimkraft aber ist gut. Die Nachkommen sind 4n, 3n und 2n-Typen.	Die Samenbildung ist noch geringer, die Keimkraft ist sehr schlecht. Die Nachkommen sind praktisch genommen nur 4n- und 2n-Typen.	GAIRDNER 1926, GAIRDNER u. DARLINGTON 1931.
Datura 1n, 2n, 3n u. 4n.	Hat der Pollenschlauch eine Chromosomenzahl, die grösser als die Hälfte des Stempelgewebes ist, ist die Wuchskraft des Schlauches geringer als normal. Nur ein geringes Prozent von vitalen Samen werden erhalten. Die Nachkommen sind 4n, 3n und 2n-Typen, nebst Typen mit noch einigen Chromosomen.	Keine Samen werden erhalten.	BELLING u. BLAKESLEE 1922, BLAKESLEE, BELLING u. FARNHAM 1923, BUCHHOLZ u. BLAKESLEE 1929.
Galium Mollugo 2n, 4n u. 6n (vgl. auch *Galium verum*).	Die Wuchskraft des Pollenschlauchs ist nie deutlich geringer als normal. Reichliche Embryobildung, die Embryonen sterben aber bald. Reife Samen sind nur von einer einzigen Pflanze erhalten worden, diese Samen lieferten aber keine vitalen Keimpflanzen.	Reichliche Embryobildung, die Embryonen entwickeln sich verschiedenartig, die meisten sterben ab. Die Samenbildung ist sehr gering, die Keimkraft ist auch schlecht.	Diese Abhandlung, siehe Teil III Kap. II.
Primula sinensis 2n u. 4n.	Die Wuchskraft des Pollenschlauchs ist normal, die Befruchtungsfähigkeit ist aber fast gänzlich erloschen. Die Samenbildung ist sehr gering. Die Nachkommen sind 50 % 4n- und 50 % 3n-Typen.	Die Keimfrequenz des Pollens ist nur etwa 2 %. Die gebildeten Schläuche sind sehr kurz, sie zwängen sich nicht in die Narbe hinein. Nur sehr selten wird ein keimunfähiger Samen erhalten.	DARLINGTON 1931 a, SANSOME nach WATKINS 1932.
Solanum lycopersicum, cerasiforme u. *racemigerum* 2n u. 4n.	Die Pollenschläuche wachsen meistens nur durch $^2/_3$ des Griffels. Die Samenbildung ist gering, die Samen sind klein, ihre Keimkraft ist sehr schlecht.	Die Keimfrequenz des Pollens ist gering. Die gebildeten Schläuche wachsen nur durch $^1/_3$ des Griffels. Keine Samen werden erhalten.	JØRGENSEN 1928 SCHLÖSSER 1936 b.
Zea mays 2n u. 4n.	Auf der Narbe des 4n- und 2n-Typus ist die Wuchskraft des Pollens des 4n-Typus geringer als des 2n-Typus. 438 keimfähige Samen wurden von 96 Kolben entwickelt. Die Nachkommen sind nur 3n-Typen.	62 keimfähige Samen wurden von 253 Kolben entwickelt. Die Nachkommen 3n-(58 St.) und 4n-Typen (4 St.).	RANDOLPH 1935.

Eine Ausnahme wurde von BUCHHOLZ und BLAKESLEE gefunden, 1n × 2n zeigte gute Pollenschlauchwuchskraft, 1n × 1n, der nur n-Pollen bildet, zeigte aber schlechte Pollenschlauchwuchskraft.

auf der 2-Narbe. Hier könnte man sich ja auch rein mechanische Ursachen denken, indem der Kontakt zwischen Pollenkörnern und Narbenpapillen von den Chromosomenzahlen und der Zellengrösse beeinflusst würde.

Im Hinblick auf die glänzenden Untersuchungen, die SCHLÖSSER (1936) an *Solanum cerasiformi* und *racemigerum* angestellt hat, können wir nun die mechanischen Ursachen zurückstellen, in den Vordergrund treten stattdessen osmotische Erscheinungen. Der osmotische Wert bei den 2- und 4-Typen ist hier 8 bzw. 4,7 Atmosphären. Indem SCHLÖSSER die Pflanzen unter trockenen oder feuchten Verhältnissen kultivierte, konnte er nachweisen, dass die Werte zwischen 6,2—12 bzw. 3,9—6,3 Atmosphären reguliert werden konnten. Pollenkulturen, bei denen der Pollen von unter verschiedenen Bedingungen kultivierten Pflanzen herstammte, zeigten verschiedene Keimungs- und Wachstumsoptima; diese wiesen für »feucht»-Pollen vom 2-Typ und »trocken»-Pollen vom 4-Typ denselben Wert auf. Hierauf sich stützend, kreuzte SCHLÖSSER diploide »feucht»-Pflanzen mit tetraploiden »trocken»-Pflanzen; er konnte hier normale Entwicklung der Pollenschläuche nachweisen und erhielt eine Anzahl triploider Pflanzen in der Nachkommenschaft.

Galium Mollugo und *G. verum* unterscheiden sich von allen in Tab. XXIII angeführten Pflanzen dadurch, dass die polyploiden Typen nicht grössere Zellen als die diploiden Typen besitzen, und ferner durch die Chromosomendiminution. In Kap. VII ist die Vermutung ausgesprochen worden, dass die polyploiden Typen von *Galium* nicht einen niedrigeren, sondern eher einen höheren osmotischen Wert haben als die diploiden Typen. Dass die Pollenschläuche bei *Galium* wenigstens annähernd (die Methode für den Nachweis war ja ziemlich grob) gleich gut wachsen, welches auch das Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen der Pollenkörner und des Stempelgewebes ist (Fälle mit den Verhältnissen 1 : 8, 1 : 4, 1 : 3, 1 : 2, 3 : 4, 1 : 1 und 3 : 2 sind studiert worden), könnte möglicherweise darauf beruhen, dass ein Unterschied in der Zellengrösse nicht vorhanden ist (die Rolle der osmotischen Werte hierbei a priori zu bestimmen, ist schwieriger). Bei den angeführten (Tab. XXIII) intraspezifischen Polyploiden hängt das Resultat in Form von keimfähigen Samen bei Kreuzung von Typen verschiedenen Polyploiditätsgrades davon ab, ob das weibliche oder das männliche Individuum die höhere Zahl hat. Alle mit Ausnahme von *Galium* geben ausschliesslich oder öfter Resultate, wenn die Mutter die höhere Zahl hat. Ob die Chromosomendiminution die Ursache davon ist, dass das Verhältnis bei *Galium,* verglichen mit anderen bekannten intraspezifischen Polyploiden, das gerade entgegengesetzte ist, oder ob andere Faktoren hineinspielen, lässt sich vorläufig nicht sagen. In gewissem Grade hängt der Ausgang vielleicht von der Wachstumsfähigkeit der Pollenschläuche ab. Dass dies aber nicht die einzige Ursache der verschiedenen Resultate bei reziproken Kombinationen ist, ergibt sich aus dem *Galium*-Fall und aus SCHLÖSSERs Tomatenuntersuchungen, bei denen, obgleich normale Pollenschlauchtätigkeit induziert worden war, das Resultat andauerd ein besseres war, wenn der Kontrahent mit hoher Polyploiditätszahl Mutter war.

Wie bei intraspezifischen Kombinationen ist das Resultat auch bei interspezifischen Kombinationen in der Regel ein besseres, wenn die Mutter die höhere Chromosomenzahl hat, als umgekehrt. Die auffälligste Ausnahme hiervon

ist *Oenothera*, wo nach OEHLKERS (1935 a, b) 0,5—0,9 % fertile Samen erhalten werden, wenn die Mutter tetraploid ist, während die reziproke Kombination 80—90 % ergibt, d. h. ein Resultat, das nicht von denen abweicht, die erhalten werden, wenn die Kontrahenten dieselbe Chromosomenzahl haben. Besonders bei *Triticum* und *Avena* ist es sehr deutlich, dass die Samenbildungsfrequenz und die Entwicklungsfrequenz der gebildeten Samen in umgekehrtem Verhältnis zueinander stehen (WAKAKUWA 1934—35, KIHARA & NISHIYAMA 1932, KATAYAMA 1933). Die Bedeutung hiervon erscheint mir recht zweifelhaft, seitdem RANDOLPH (1935) bei *Zea mays* ähnliche Erscheinungen nachgewiesen, aber auch gezeigt hat, dass von den »abortiven» Samen verschiedene in der Kombination 4n × 2n und einige in der Kombination 2n × 4n keimen.

Eine embryologische Untersuchung an *Avena*, ausgeführt von KIHARA und NISHIYAMA (1932), hat ergeben, dass wenn *Avena strigosa* (n = 7) Mutter und *fatua* (n = 21) Vater ist, Embryo und Endosperm während der frühesten Phasen sich rascher als normal entwickelt. Später wird das Endosperm völlig abnorm, Zellwände werden nicht ausgebildet, Kernverschmelzungen erfolgen in reichlicher Anzahl usw. Bei der reziproken Kombination wird die Entwicklung des Embryos und des Endosperms frühzeitig retardiert, später kann ein neues Endosperm sich von dem alten aus in der Nähe der Antipodialregion regenerieren. Bei *Triticum* (WAKAKUWA 1934—35) scheinen die Verhältnisse bezüglich des Endosperms die entgegengesetzten zu sein: wenn die Art mit der höheren Zahl Mutter ist, entwickelt sich das Endosperm rascher als normal, langsamer dagegen, wenn die Art mit der niedrigeren Zahl Mutter ist. Die Embryonen sind stets kleiner als normal, das Wachstum derselben ist stets besser, wenn die Mutter eine höhere Zahl als der Vater hat, als wenn die Verhältnisse die entgegengesetzten sind. Bei *Galium* hat es sich erwiesen, dass der Fruchtansatz relativ hoch ist, wenn der Vater die höhere Zahl aufweist, praktisch genommen dagegen gleich Null, wenn die Mutter die höhere Zahl hat. Die embryologische Untersuchung hat jedoch gezeigt, dass dies eher auf einer Anschwellung von Fruchtwand und Ovulumgewebe beruht und nicht auf der Entwicklung von Endosperm und Embryonen. Bei *Galium* sind Abnormitäten der Endospermentwicklung in Kombinationen beobachtet worden, wo die Mutter die niedrigere Zahl hatte, Abnormitäten, die grosse Übereinstimmungen mit den von KIHARA & NISHIYAMA bei *Avena* beobachteten aufweisen. In vereinzelten Fällen sind jedoch völlig normale Endosperme und dann auch Embryonen beobachtet worden, indessen habe ich nie den Eindruck erhalten, dass es sich hierbei um ein »regeneratives Endosperm» handelt.

Für die Inkompatibilität zwischen Typen mit verschiedenen Chromosomenzahlen sind (ausser der Pollenschlauchtätigkeit) eine ganze Reihe von Faktoren verantwortlich gemacht worden. WATKINS (1927) meint dass die Konstitution des Endosperms von primärer Bedeutung sei. Er arbeitete mit *Triticum vulgare* × *turgidum*. Wenn die überschüssigen *vulgare*-Chromosomen alle in diploidem oder triploidem Zustand vorhanden sind, ist die Samenentwicklung gut, sind solche nur in haploidem Zustand vorhanden, so ist die Entwicklung schlecht. Zu einer ähnlichen Auffassung gelangte THOMPSON (1930 a). In einer späteren

Arbeit (1930 b) gibt dieser Forscher der Ansicht Ausdruck, dass der Ausgang durch den Polyploiditätsgrad des Endosperms bedingt sei, aber nicht nur durch diesen, sondern auch durch die Qualität der in das Endosperm eingehenden Chromosomen. WAKAKUWA (1934—35) meint, dass die von ihm beobachteten Verschiedenheiten der Entwicklung des Endosperms bei reziproken Kreuzungen, wo die Kontrahenten verschiedene Chromosomenzahlen hatten, in der Genomkonstitution des Endosperms ihren Grund hätten. Es ist natürlich zuzugeben, dass die Faktoren, denen von den eben genannten Forschern Bedeutung beigemessen wird, einwirken können; dass sie aber die hauptsächlich entscheidenden Faktoren sein sollten, dem widersprechen doch die Resultate, wenn die Kombinationen rein intraspezifisch sind.

Vor allem MÜNTZING (1930 b, 1933, 1936) hat darauf hingewiesen, dass das Resultat bei Kreuzungen der hier fraglichen Art auf den Abweichungen von den normalen Proportionen zwischen den Chromosomenzahlen in Embryo, Endosperm und maternellem Gewebe beruht, welche Proportionen ja normalerweise 2 : 3 : 2 sein müssen. WATKINS schliesst sich 1932 in der Hauptsache dieser Auffassung MÜNTZINGS an, meint aber, dass nur das Verhältnis zwischen den Zahlen in Embryo und Endosperm eine Rolle spielt, sowie dass — eher als das Verhältnis zwischen der Chromosomenzahl bei Embryo und Mutter — das Verhältnis zwischen den Zahlen bei Embryo und Eizelle entscheidend ist. Dass die Chromosomenzahl der mütterlichen Pflanze nicht ohne Bedeutung ist, betonte MÜNTZING (1933). Er schliesst dies daraus, dass Triploide relativ leicht erhalten werden, wenn eine unreduzierte Eizelle bei einer diploiden Pflanze durch einen Kern von haploidem Pollen befruchtet wird, obwohl sie nicht (wenigstens nicht mit derselben Leichtigkeit) durch Kreuzung einer 4-n-Pflanze mit n-Pollen erhalten werden können (*Raphano-Brassica, Nicotiana, Galeopsis, Solanum*). In diesen beiden Fällen liegen ja nur in den Chromosomenzahlen des mütterlichen Gewebes Differenzen vor. WATKINS vermutet indessen, dass die Verhältnisse hier durch Störung der Pollenaktivität bedingt sind. Dies soll nach MÜNTZING kaum möglich sein, wenn es sich um Kombinationen vom Typ 4n × 2n handelt. Die Möglichkeit ist nun freilich doch vorhanden, obgleich sie in Wirklichkeit sehr gering ist. Daraus, dass bei *Oenothera* Triploide leicht zu erhalten sind, wenn man einen Kern von haploidem Pollen zur Verschmelzung bringt mit einem unreduzierten Ei einer diploiden Pflanze, sowie daraus, dass bei Kreuzung eines 4-Typs mit einem 2-Typ nur 0,5—0,9 % fertile Samen erhalten werden, zog OEHLKERS (1935 b) den Schluss, dass ganz verschiedene physiologische Verhältnisse bei der Ausbildung eines triploiden Embryos herrschen, wenn vereinzelte diploide Eier unter haploiden vorhanden sind, und wenn sämtliche Eier diploid sind. Diese Hypothese ist indessen vollständig unnötig, wenn man die MÜNTZINGsche Erklärung akzeptiert; das Verhältnis stimmt nämlich völlig mit dem von MÜNTZING für *Raphano-Brassica*, *Nicotiana*, *Galeopsis* und *Solanum* erwähnten überein. EAST (1935) vermutet, dass es sich in den meisten Fällen um einen gewissen Grad von »Allopolyploidie» handelt, und dass, wenn die Differenz des Resultats bei reziproken Kreuzungen nicht auf Störungen in der Pollenschlauchaktivität beruht, sie darin ihren Grund hat, dass grössere Möglich-

keiten für ein harmonisches Zusammenwirken der chemischen Reaktionen während der frühesten Entwicklungsphasen vorhanden sind, wenn das Elter mit der höheren Chromosomenzahl die frühe »Embryosackmaschinerie» bestimmt. Diese Hypothese verträgt sich nicht mit den von MÜNTZING erwähnten Verhältnissen bei *Raphano-Brassica* usw.

Ist nun die MÜNTZINGsche Hypothese korrekt? Die Verschiedenheit des Resultats bei reziproken Kreuzungen zu erklären, reicht sie kaum aus. MÜNTZING schreibt 1933: »The hypothesis of disturbed quantitative relations between embryo, endosperm and mother-tissues suggested by the present writer starts from the well-known fact that the alterations of chromatin mass influence the cell volume. It is natural to assume that not only the volume but also the physiological qualities of the cell and the tissue (e. g. the rate of division) is influenced by an altered chromosome number.» Da die Chromosomendiminution die Sterilitätsbarrieren nicht aufhebt, ist nicht die Zellgrösse entscheidend. Die Ursache muss, wenn für die Embryoletalität Abweichungen von dem Verhältnis 2 : 3 : 2 entscheidend sind, in dem Stoffaustausch zwischen den verschiedenen Geweben liegen. Nun weiss man, dass eine Änderung der Chromosomenzahlen in Geweben, die in »symbiotischem» Verhältnis zueinander stehen, keine stärkere Letalität zur Folge hat. So können ja unreduzierte Embryosäcke und unreduzierte Sporen sich ebenso normal wie reduzierte an demselben Sporophyten entwickeln, so können polyploide Sprosse auf diploide Unterlage gepfropft werden und umgekehrt (Tomate auf Kartoffel, Kartoffel auf Tomate, Sprosse von polyploiden Obstbäumen auf diploide Wildlinge usw.), so können durch Dekapitierung oder auf andere Weise entstandene polyploide Sprosse von dem diploiden Stamme genährt werden usw. Ferner spricht gegen die Hypothese die Tatsache, dass das Verhältnis nicht immer 2 : 3 : 2 ist, obwohl die Entwicklung normal geschieht; ich denke dabei an Apomikten und an Embryosäcke, bei denen der Zentralkern eine andere Zahl als die doppelte reduzierte hat, sowie an Endosperme mit reichlichen Kernverschmelzungen. Wenn die Chromosomenzahlverhältnísse die Bedeutung haben, die MÜNTZING ihnen zuschreiben will, so muss jeder einzelne Fall besonders beurteilt werden, und eine genaue Kenntnis der Embryologie der fraglichen Pflanze ist unbedingt notwendig. Spielte die Chromosomenzahl des Endosperms eine grössere Rolle, so sollte man erwarten, dass die Sterilitätsbarrieren verschieden ausgeprägt wären bei Typen mit endospermischen und bei solchen mit nicht-endospermischen Samen (vgl. WATKINS 1932). Nun ist *Galeopsis* eine typische nicht-endospermische, *Galium* eine typische endospermische Pflanze, beide weisen jedoch sehr ausgeprägte Sterilitätsbarrieren auf. In einem solchen Fall wie *Galium* müsste indessen andererseits das Verhältnis zwischen den Zahlen bei Embryo und Endosperm grössere Bedeutung haben als in anderen Fällen, wegen des Vorhandenseins von Suspensorhaustorien, die, obwohl ihre Funktion nicht bekannt ist, doch wohl auf den Stoffumsatz einwirken. Ferner muss bei *Galium*-Typen, wo die Antipoden lange nach der Befruchtung vital bleiben, die Chromosomenzahl des Embryosacks von Bedeutung sein. Bei Gräsern, Gentianen und anderen Pflanzen mit lange persistierenden Antipoden kann dies auch eine Rolle spielen. Wenn

Antipodenkerne verschmolzen oder in Übereinstimmung mit dem *Fritillaria*-Schema gebildet sind, liegen die Verhältnisse anders. Und ebenso sind die Verhältnisse verschieden, wenn das Suspensorhaustorium ein äusseres oder wenn es ein inneres ist. Eine ganze Reihe andere ähnliche Beispiele können sicherlich noch angeführt werden.

Gegen all dies kann nun freilich der Einwand erhoben werden, dass das System Embryo-Endosperm-mütterliches Gewebe ein Spezialfall ist und demnach nicht mit anderen Fällen, wo Gewebe verschiedenen Polyploiditätsgrades in Verbindung miteinander stehen, nicht verglichen werden kann, und dass die Hypothese nur für »normale» Fälle gilt, d. h. dass das Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen ein anderes sein wird für eine apomiktische Pflanze als für eine Pflanze, bei der die Embryologie komplizierter ist.

Was meines Erachtens am stärksten gegen MÜNTZINGS Hypothese spricht, sind die Resultate, die bei Wärmebehandlung von Zygoten erhalten werden. Hätten die abnormen Verhältnisse zwischen den Chromosomenzahlen der verschiedenen Gewebe Letalität zur Folge, so könnten nie Polyploide auf diese Weise entstehen. Bei *Zea mays* werden nach solcher Behandlung 2—5 % Tetraploide erhalten (RANDOLPH 1935). Die so behandelten Maiskolben weisen eine starke Kornletalität auf. Nehmen wir an, dass von den letalen Körnern die Hälfte deswegen letal ist, weil die Wärmeeinwirkung eintrat, bevor die Befruchtung erfolgt war, was kaum zu hoch gerechnet ist, und dass von den übrigen Körnern die Hälfte, was sicherlich zu hoch gerechnet ist, 4n- oder 8n-Embryonen enthielt, so ergibt sich aus RANDOLPHS Tabelle I 1932, dass von den Samen mit 4n- oder 8n-Embryonen bis zu 20 % vital und entwicklungsfähig sind. Nicht berücksichtigt hierbei sind auftretende Chromosomenchimären; wenn bei diesen ähnliche Ursachen für die Letalität anzunehmen wären, so steigt die Ziffer auf 25 %. Wie das Endosperm, das diese Embryonen umgibt, hinsichtlich des Polyploiditätsgrades beschaffen ist, entzieht sich unserer Beurteilung, doch ist es wahrscheinlich, dass dasselbe oder Teile desselben in gewissen Fällen eine Erhöhung des Polyploiditätsgrades erfahren haben. Das mütterliche Gewebe ist andauernd diploid. Das Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen in Embryo, Endosperm und mütterlichem Gewebe kann demnach so ausgedrückt werden: 4 (oder 8) : (3 + x) : 2. Bei der Kombination tetraploider und diploider Mais ist das Verhältnis 3 : 4 : 2 oder 3 : 5 : 4, je nachdem in welcher Richtung die Kreuzung geschehen hat. Die Frequenz entwickelte Pflanzen im Verhältnis zu befruchteten Körnern ist 4 % bzw. 0,3 %.

KIHARA & NISHIYAMA (1932) sind der Ansicht, dass die Inkompatibilität und die Verschiedenheit der Resultate bei reziproken Kombinationen auf einer Aktivierung beruhen, die der männliche Kern bei Ei und Zentralkern bewirkt. Die Stärke dieser Aktivierung soll proportional der Chromosomenzahl des Kerns sein. Ist die Aktivierung stärker als normal, so werden die primären Teilungen der Zygote und des Endosperms beschleunigt, was zu abnormer Entwicklung führt, ist sie schwächer, so erfolgen die Teilungen langsamer, was gleichfalls Letalität zur Folge haben kann. Das Resultat wird also von dem Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen in Ei, Pollen und Zentralkern abhängen. Eine

Stütze für seine Ansicht erblickt NISHIYAMA (1936 laut Zitat in »Jap. Journ. Bot. VIII: 3») darin, dass durch Röntgenbestrahlung des Pollens vor der Bestäubung eine Embryoentwicklung induziert werden kann, die sich mehr der normalen nähert. Diese Stütze dürfte indessen wenig fest sein. Der von KIHARA & NISHIYAMA vertretenen Ansicht scheint sich auch WAKAKUWA (1934—35) anschliessen zu wollen.

KIHARAS & NISHIYAMAS Erklärung ist natürlich eine reine Hypothese, die aber sehr ansprechend erscheint. Sie verträgt sich gut mit der Erhaltung der Embryovitalität, wenn eine Verdoppelung der Chromosomenzahl des Embryos induziert worden ist, versagt aber gegenüber der Erscheinung, dass es oft leichter ist, Triploide dadurch zu erhalten, dass man die Voraussetzung für eine Kopulation zwischen unreduziertem Ei bei diploidem und bei haploidem Pollenschlauch schafft, als dadurch, dass man tetraploiden mit diploidem Typ kreuzt. Hier könnte man eine weitere Hypothese zu Hilfe nehmen, nämlich dass nicht nur Eikern und Zentralkern, sondern auch das Ovulumgewebe von Pollenschlauch und männlichem Kern aktiviert wird, und dass eine normale Aktivierung dieses Gewebes für die normale Entwicklung des Samens notwendig ist. Dass die Ovulumentwicklung durch die Pollenschläuche einen kräftigen neuen Antrieb erhält, wissen wir; es ist das u. a. von KOSTOFF (1930) und YASUDA (1934) demonstriert worden. Bei *Triticum* hat WAKAKUWA (1934—35) nachgewiesen, dass das Ovulumgewebe sich verschieden stark entwickelt, wenn der Pollenschlauch eine »abnorme» Chromosomenzahl, und wenn er eine »normale» gehabt hat. Bei *Galium* habe ich einen ähnlichen Eindruck erhalten.

Gegen KIHARAS & NISHIYAMAS Stimulationshypothese bemerkt MÜNTZING (1933), dass sie nicht die Differenzen in reziproken Richtungen zu erklären vermag, wenn es sich um Kreuzungen zwischen Arten mit derselben Chromosomenzahl handelt. Ich kann es jedoch nicht unmöglich finden, die Hypothese auch auf diese Fälle auszudehnen. Zwischen den Kontrahenten liegt hier ein qualitativer Unterschied vor; dieser kann natürlich auch in einer verschieden kräftigen oder in einer ihrer Natur nach anderswie anormalen Stimulation sowohl betreffs Ei wie auch Zentralkern und Ovulumgewebe resultieren. Auf diese Weise liesse sich dann auch die Ausgleichung der Unterschiede bei Kreuzung und Einführung fremder Genome erklären.

WAKAKUWA meint (1934—35), dass es wegen der Kompliziertheit des Problems schwer sei, eine generelle Erklärung zu geben, die für sämtliche Fälle gilt. Vielleicht beruht dies darauf, dass eine generelle Ursache gar nicht vorhanden ist. Keine der vielen aufgestellten Hypothesen vermag sämtliche Fälle zu erklären, ohne dass man gezwungen ist, zu weiteren Hilfshypothesen zu greifen, und mehrere derselben sind kaum etwas mehr als reine Vermutungen. Es erscheint mir eigentlich unberechtigt, die Erklärung in einem einzigen Faktor suchen zu wollen. Das System ist ja so kompliziert; bei einer Kombination zwischen Typen mit verschiedenen Chromosomenzahlen liegen ja Zahlenunterschiede in einer Menge verschiedener Gewebe oder Zellen vor, von denen anzunehmen ist, dass sie aktivierend aufeinander einwirken können, oder die, vom Gesichtspunkt des Stoffwechsels aus betrachtet, in intimem Zusammenhang

miteinander stehen. Dasselbe ist der Fall betreffs Typen mit derselben Chromosomenzahl, bei denen aber das Bestehen qualitativer oder quantitativer Unterschiede angenommen werden kann. Möglicherweise wirken zu den Resultaten mehr oder weniger inkompatibler Kombinationen sämtliche oder mehrere von den Faktoren mit, auf die verschiedene Forscher als wahrscheinliche Ursachen hingewiesen haben.

KAPITEL X.

Die Entstehung der Polyploiden und ihre Bedeutung für die Artbildung.

Es ist jetzt allgemein bekannt, dass polyploide Typen, ob es sich nun um intra- oder interspezifische, allo- oder autopolyploide handelt, auf zwei deutlich verschiedene Weisen entstehen können, entweder durch somatische Verdoppelung oder durch »gametische» Verdoppelung, d. h. durch Kopulation zweier Gameten mit unreduzierter Chromosomenzahl. Eine Verdoppelung der Chromosomenzahl im Soma kann in den verschiedensten Geweben geschehen. Von besonderem Interesse ist diese Erscheinung, wenn die Verdoppelung in einer Zygote, einem Vegetationspunkt, einem Gewebe, in welchem später Vegetationspunkte angelegt werden, oder in Archesporgewebe erfolgt ist. Alle diese Fälle sind von Bedeutung für die Entstehung polyploider Formen. Von geringerem Interesse in dieser Hinsicht sind Verdoppelungen in anderen Geweben, beispielsweise in Wurzelspitzenzellen, sofern der fragliche Typ sich nicht durch an den Wurzeln gebildete Adventivsprosse vermehren kann. In diesem letzteren Falle kann Verdoppelung der Chromosomenzahl in Wurzelspitzen auch von Interesse sein. Im natürlichen Zustande kann eine spontane Vermehrung der Chromosomenzahl in Geweben erfolgen; am meisten studiert sind diese Erscheinungen in Wurzelspitzen (Navashin 1926, Langlet 1927, Meurman 1933, Wulff 1936 u. a.). Auch durch äussere Einwirkung mechanischer, chemischer oder anderer Natur können die Verdoppelungen ausgelöst werden (Nemec 1904—29, Koshuchow 1928, Randolph 1932 u. a.).

In letzter Zeit haben gerade Verdoppelungen in der jungen Zygote grosse Aufmerksamkeit auf sich gezogen, und zahlreiche Experimente sind betreffs dieser Frage ausgeführt worden. Es hat sich nämlich gezeigt, dass dieses Stadium gegen äussere Einwirkung empfindlich ist; der verwendete Reiz ist Temperaturerhöhung. So ist es Randolph (1932, 1935) gelungen, durch hohe Temperatur bei *Zea mays* 2—5 % Tetraploidenbildung zu induzieren. Dorsey (1936) konnte in 3 % eine Chromosomenverdoppelung bei *Secale cereale* wie bei *Triticum durum* und *T. polonicum* dadurch erzielen, dass er 20 Stunden nach der Bestäubung die Ähren der Pflanzen einer Temperaturerhöhung auf 42—45 Grad Celsius aussetzte. Auf ähnliche Weise sind Verdoppelungen bei Gerste (Müntzing, Tometorp & Mundt-Petersen 1937) und bei *Melilotus albus* (Atwood 1936) induziert worden.

Es hat sich gezeigt, dass, wenn ein Same mehr als einen Keim bildet, diese Keime verschiedenen Polyploiditätsgrades sein können; ausser diploiden können

haploide und triploide Keime auftreten (vgl. YAMAMOTO 1936 a, b und darin angeführte Literatur). Die Ursache dieser Erscheinung ist unbekannt. Man hat an Aposporie, Parthenogenesis und Bildung von Endospermembryonen gedacht. Bei Galieen habe ich beim Keimen von Samen mehrmals solche Zwillinge beobachtet; die, welche im Frühling 1936 gebildet wurden, insgesamt 12 Zwillingspaare, sind zytologisch untersucht worden. In zwei Fällen konnte nur die eine Komponente zur Untersuchung kommen, da die andere früh abstarb. In keinem Falle haben hier verschiedene Chromosomenzahlen nachgewiesen werden können, weder bei den 2- noch bei den 4-Typen.

Durch Verdoppelung in Vegetationspunkten oder in Geweben, in denen solche später gebildet werden (die Zygote ist ja ein Spezialfall hiervon), entstanden die durch Dekapitation induzierten *Solanum*-Polyploiden, ferner *Primula Kewensis* u. a. Durch Behandlung mit Chemikalien kann die Frequenz der hier gebildeten Polyploiden offenbar erhöht werden. So wies SCHLÖSSER (1936) nach, dass die Frequenz gebildeter Tetraploiden bei Dekapitation von *Solanum cerasiforme* und *S. racemigerum* von za. 8 % auf za. 16 % dadurch erhöht wurde, dass die Kallusoberfläche eine kurze Zeit mit einem mit Chloralhydrat getränkten Wattebausch belegt wurde. Ich halte es daher für wahrscheinlich, dass auch in anderen Geweben, in denen reichlich Adventivknospen gebildet werden, ohne dass aber eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erfolgt, eine solche Verdoppelung durch Behandlung mit Chloralhydrat zu erzielen sein müsste.

Durch Verschmelzung von zwei oder mehr Archesporzellkernen entstehen Sporenmutterzellkerne mit verdoppelter (evtl. vervielfachter) Chromosomenzahl. Obwohl die Sporogenese von einer ganz normalen Meiosis begleitet ist, können die Sporen die unreduzierte Chromosomenzahl oder sogar eine höhere Zahl erhalten. Dass diese »Synpolyploidie» eine grössere Rolle bei der Bildung von Polyploiden spielt, ist nicht nachgewiesen worden, doch ist dies denkbar, und wenn die Erscheinung bei einem Typ sehr gewöhnlich ist und die gebildeten Sporen vital sind, muss dieser Prozess für das Zustandekommen von Polyploiden Bedeutung erhalten. DARLINGTON (1932) gibt eine Tabelle über einige bis 1932 bekannt gewesene Fälle, die Liste kann nun durch *Taraxacum* (GUSTAFSSON 1932), *Triticum* (KIHARA & LILIENFELD 1934), *Galium verum* und *G. flavicans* und sicherlich durch noch weitere ergänzt werden, wollte man die Literatur daraufhin genau durchforschen.

Bei der gametischen Verdoppelung der Chromosomenzahl beruht die Verdoppelung sicherlich in den meisten Fällen auf vorhergehenden Störungen der Reduktionsteilung, semiheterotyper Teilung und danach Auftreten von Restitutionskernen (ROSENBERG 1926—27). Eine andere Ursache zur Bildung von Gigaspollen ist die Erscheinung, die LEVAN (1935) bei *Allium* antraf, und die er monokinetische Meiosis nannte. Diese Teilungsmechanik unterscheidet sich von der normalen durch das Ausbleiben von Teilung II. Während der Telophase teilen sich offenbar die Chromosomen, weshalb der auf diese Weise gebildete Pollen unreduziert ist. Monokinetische Meiosis ist auch bei Mais angetroffen worden (SATINA & BLAKESLEE 1935 b) und bei *Leontodon* (BERGMAN 1935 c). Die

monokinetische Meiosis kommt vielleicht auch nicht selten bei parthenogenetisch sich vermehrenden Tieren vor.

Ein dritter Typ der Bildung unreduzierter Gameten ist eine nach mehr oder minder normaler Meiosis erfolgende Verschmelzung der reduzierten Platten der Metaphase II oder Anaphase II. Eine ganze Musterkarte solcher Fälle bietet EDMAN (1931). Wie bereits oben in Teil II, Kap. VIII erwähnt, halte ich es für sicher, dass sehr viele von diesen Fällen stattdessen auf Restitutionskernbildung zurückzuführen sind.

Gametische Verdoppelung, verursacht durch mangelnde Homologie oder durch Störungen während der Meiosis, muss verschiedene Einwirkung auf die Nachkommenschaft haben. Durch die Verdoppelung im ersteren Falle wird in dem polyploiden Typ die Homologie wiederhergestellt, weshalb die Syndese bei diesem wie mit einem Zauberschlag wieder normal wird; waren vereinzelte schwach homologe Paare vorhanden, so besteht auch die Möglichkeit der Bildung von Multivalenten. Erfolgten die Störungen, die zu der gametischen Verdoppelung führten, durch Genwirkung, so werden diese Gene in der Nachkommenschaft ähnliche Störungen verursachen wie die, welche bei dem Ursprungstyp vorhanden waren (sofern die Gene nicht, was ja möglich ist, infolge von »crossing-over» und Postreduktion eliminiert worden sind). Erst in der Nachkommenschaft des Typs mit Verdoppelung spalten sich dann mehr oder minder normale Typen heraus, die wohl dank ihrer grösseren Sporenvitalität sich in der Konkurrenz am besten stehen, aus denen sich aber die abnormen wieder herausspalten müssen, weshalb diese stets in der Natur anzutreffen sein müssen. Ungefähr dasselbe gilt, wenn die Störungen plasmatisch bedingt sind. Geschieht die Verdoppelung bei einer Pflanze, die Typen aufweist, welche infolge von Genwirkung Störungen in der Sporogenese haben, somatisch, so werden dagegen die allermeisten 4-Individuen normal sein.

Ist eine interspezifisch polyploide Form gebildet worden so bedeutet das, dass damit ein Typ entstanden ist, der chromosomenkonstant, fertil und praktisch genommen in seinen Eigenschaften konstant sein kann. Die Bedeutung dieser Erscheinung wurde von WINGE (1917) dargetan, der im Anschluss daran eine neue Artbildungstheorie aufstellte, das nunmehr so bekannte WINGEsche Schema. In seiner Zusammenstellung konstanter Arthybriden zählt WINGE (1932) 24 derartige Fälle auf. Alle diese sind indessen, aus Gründen, die oben in Kap. IV dargelegt sind, nicht konstant und nicht einmal chromosomenkonstant, was schon von POOLE (1933) nachgewiesen worden ist.

Interspezifische Polyploide können jedoch noch auf eine andere Weise entstehen, so nämlich, dass zuerst Chromosomenverdoppelung bei den Eltern und danach Bastardierung stattfindet. Diese Entstehungsweise, also WINGES Schema in umgekehrter Folge, wies ich 1934 für *Galium* nach, sie war ungefähr gleichzeitig bei *Iris* (SIMONET 1935) angetroffen und schon früher von LINDSTROM & HUMPHREY (1933) realisiert worden, die *Solanum 2-(lycopersicum* × *pimpinellifolium*) sowohl durch Dekapitation der Elternindividuen mit folgender Chromosomenverdoppelung und danach Bastardierung als auch durch das umgekehrte Verfahren erhalten hatten. Die verschiedenen Arten von Verdoppelung müssen

zu genau demselben Resultat führen. Dass meine *Galium 2-(Mollugo* × *verum)* und LINDSTROM & HUMPHREYS *Solanum 2-(lycopersicum* × *pimpinellifolium)* kaum als neue Arten zu bezeichnen sind, hat mit der Entstehungsweise nichts zu tun, das Resultat würde völlig dasselbe sein (oder es würden sich infolge von »crossing-over» noch weniger neue Arten ergeben), wenn die Bildung nach dem WINGEschen Schema erfolgt wäre. Ob *Iris autosyndetica* eine neue Art ist, ist nicht bewiesen, aber sehr wahrscheinlich, da die eingehenden Komponenten verschiedenen *Iris*-Sektionen angehören, wenn die gekreuzten Arten (*Hoogiana* und *macrantha*) wirklich intraspezifische Polyploide sind.

Ein Umweg für die Entstehung von Typen mit verdoppelter Chromosomenzahl ist der, dass diese über einen Typ mit einem ungeraden Vielfachen der Grundzahl erhalten wird. So ist MÜNTZINGs synthetisierte *Galeopsis Tetrahit* entstanden, so haben auch EGHIS & RYBIN (1927) eine *Nicotiana 2-(tabacum* × *rustica)* erhalten.

Es fragt sich nun, welcher Weg zur Erzielung der Polyploidie der gewöhnlichste ist, die somatische oder die gametische Verdoppelung. Bei seinen 24 Fällen zeigte WINGE (1932), dass 8 somatisch und 5 gametisch entstanden waren, der Ursprung der übrigen war nicht analysierbar. Aus diesen wenigen Ziffern kann man kaum irgendwelche Schlüsse ziehen. Allopolyploide Typen können natürlich durch somatische Verdoppelung entstehen, sie haben ja in der asyndetischen Reduktionsteilung bei dem Ursprungsbastard eine grosse Chance zu gametischer Verdoppelung. Das gleiche gilt natürlich für die schwach autopolyploiden Typen. Die stark autopolyploiden Typen, insbesondere die intraspezifischen, mit ihrer normalen Meiosis, haben kaum Chance, durch gametische Verdoppelung gebildet zu werden. Doch kommt sie auch hier bei Typen vor, wo Syndese oder Teilungsmechanismus im übrigen durch Gene oder durch das Milieu gestört worden sind. Bei reinen Arten mit genetisch oder anderswie bedingter Asyndese oder Monokinese muss daher der Einschlag von intraspezifisch polyploiden Typen verhältnismässig gross sein. Dies steht auch in Übereinstimmung mit dem *Galium-* und dem *Allium*-Fall (LEVAN 1935). Bei diesem letzteren kommen monokinetische Typen vor, bei denen die Anzahl der monokinetischen Pollenmutterzellen bis zu 100 % beträgt. Eine solche Pflanze muss ja eine unerhörte Einwirkung auf die Bildung intraspezifischer Polyploiden haben. LEVAN meint auch, dass die intraspezifisch polyploiden Typen bei *Allium* »gametisch» entstanden sind. Einen direkten Beweis dafür, dass die intraspezifisch polyploiden *Galium*-Typen »gametisch» entstanden sind, kann ich nicht beibringen, aber doch Umstände anführen, die darauf hindeuten. Mein *8-laevigatum* ist sicherlich durch Verdoppelung aus einem oder einigen der drei *4-laevigatum*-Individuen entstanden, die bis vor ganz kurzem noch in Dorpat kultiviert wurden. Eine Nachuntersuchuug hat gezeigt, dass wenigstens ein der Dorpater Individuen unreduzierten Pollen in reichlicher Menge bildete, und dass solcher bei Typen aus der Nachkommenschaft dieser sämtlichen Individuen gebildet wurde. Es ist daher zu vermuten, und zwar mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit, dass mein *8-laevigatum* durch Kreuzung zwischen diesen Dorpater Typen (oder

möglicherweise durch Inzucht eines derselben) entstanden ist, und dass eben die unreduzierten Sporen hierbei zur Anwendung gekommen sind.

MÜNTZING hat eingehend die Faktoren für die Perseveration der Polyploiden erörtert. Seine Schlussfolgerungen stimmen, glaube ich, in allen Hinsichten mit den wirklichen Verhältnissen überein, weshalb hier nur eine kurze Zusammenfassung und einige Zusätze gegeben werden.

Durch die Chromosomenverdoppelung ist ein neuer Typ entstanden. Dieser ist durch eine Sterilitätsbarriere von seinem diploiden Ursprung geschieden. Eben dies rettet den fraglichen Typ, er ist ja in der Regel in einer geringeren Anzahl, verglichen mit der der Ursprungstypen, vorhanden, weshalb er am meisten von diesen befruchtet wird. Infolge der Sterilitätsbarrieren werden aus dem polyploiden Typ nur neue Individuen desselben Typs hervorgehen. Diese können dann einander gegenseitig befruchten, die Existenz des Typs ist nicht länger bedroht. Dies gilt demnach sowohl für intraspezifische wie für interspezifische aus Diploiden entstandene Polyploide. Sind daher zwei Arten gekreuzt worden und ist bei dem Bastard Verdoppelung erfolgt, so hat man einen neuen, völlig konkurrenzfähigen Typ erhalten. Anders stellt sich die Sache, wenn die neue »Art» durch Kreuzung zweier intraspezifischer Polyploiden entstanden ist, wie z. B. *Galium 2-(Mollugo × verum)*. Dieser Typ, der ja völlig fertil ist, steht dann umgeben sowohl von *Galium 4-Mollugo* wie von *4-verum*. Der meiste Pollen, der auf den Narben von *2MV* haften bleibt, dürfte von *Mollugo* und von *verum* herstammen (von *verum* jedoch an den meisten Standorten nur in geringer Menge wegen dessen starker Pollenletalität). Ob nun der eigene Pollen durch die Anwesenheit des fremden zu erhöhter Tätigkeit, vergliechen mit der von *Mollugo* und *verum*, stimuliert wird oder nicht, ist ungewiss. Wegen der nahen Verwandtschaft ist es kaum anzunehmen. Wie dem auch sei, so muss die Nachkommenschaft sehr wahrscheinlich zum grösseren Teil aus Rückkreuzungen bestehen. In späteren Generationen wird dann der neugebildete *2MV*-Typ ganz verschwinden.

Ganz anders würde sich der Verlauf gestalten, wenn *Galium 2MV* durch Verdoppelung aus dem Bastard *Galium 2M × 2V* entstanden und die Typen *4M* und *4V* nicht vorhanden wären. Dann würde zwar die Nachkommenschaft von *2MV* andauernd recht »bunt» ausfallen, aber man würde doch den Eindruck einer neuen Art erhalten, nämlich einer Art, repräsentiert durch eine Anzahl verschiedener Rassen. Durch Selektion würde vielleicht eine ganze Reihe dieser letzteren wieder ausgeschieden werden. Für mehrere in der Natur vorhandene polyploide Arten liesse sich die Entstehung auf diese Weise denken. Vielleicht ist *Galeopsis Tetrahit* eben eine solche. Für die Frage, ob ein polyploider Typ als eine reine Art zu betrachten ist, hat demnach das Vorhandensein von Sterilitätsbarrieren grössere Bedeutung als die absolute Konstanz.

Bisher ist in der Natur eine grosse Anzahl sicherer intraspezifischer Polyploiden angetroffen worden; Zusammenstellungen findet man in den Tabellen bei DARLINGTON (1932), TISCHLER (1935) und MÜNTZING (1936). Durch WINGEs Hypothese, und durch MÜNTZINGs epochemachende Synthese von *Galeopsis Tetrahit* haben wir eine Erklärung für die Entstehung der interspezifischen Polyploiden

in der Natur erhalten. Als sichere interspezifische Polyploide in der Natur können *Spartina Townsendii* HUSKINS 1931, und *Galium Schultesii* wegen ihres Aussehens angesehen werden, das intermediär zwischen in der Natur vorkommenden Arten niedrigeren Polyploiditätsgrades ist, und weil ihre Chromosomenzahlen eine Summation derjenigen der anzunehmenden Ursprungsarten darstellen.

Es fragt sich nun, ob die in der Natur vorhandenen Polyploiden zumeist intraspezifisch oder zumeist interspezifisch polyploid sind, oder ob beide Arten in annähernd derselben Frequenz vorkommen. Die übliche Ansicht ist jetzt wohl die, dass sie interspezifisch sind, was in der forschungsgeschichtlichen Entwicklung seinen Grund hat: WINGE stellte seine Hypothese auf und interspezifische Polyploide wurden durch Verdoppelung aus Bastarden mehrmals experimentell erzeugt, ehe noch ein grösseres Material von sicheren intraspezifischen Polyploiden in der Natur nachgewiesen worden war. In gewissen Gattungen oder sogar Familien ist sicherlich der Einschlag intraspezifischer Polyploiden gross; derartige Familien scheinen *Ranunculaceae*, *Rubiaceae* und *Gramineae* zu sein. Die best studierte Rubiaceengattung ist *Galium*, in welcher Gattung die verschiedenen Polyploidiearten die folgende Verteilung zeigen:

Tabelle XXIV.

Die Anzahl von Polyploiden verschiedener Natur in der Gattung **Galium**.

	Intraspezifische Polyploidie	Interspezifische Polyploidie	Polyploidie unbekannter Natur
Tetraploide Arten oder Typen	11	1?	13
Hexaploide Arten oder Typen	5—6	1	4
Octoploide Arten oder Typen	3	—	—
Dodekaploide Arten oder Typen	1	—	—
Summe	20—21	2	17

In der Gattung *Galium* hat offenbar die intraspezifische Polyploidie eine wenigstens ebenso grosse Rolle für die Entwicklung gespielt wie die interspezifische. Dass *Galium* in dieser Hinsicht einen völlig einzigartigen Fall darstellt, ist kaum anzunehmen. Meine Auffassung, die indessen mehr ein persönlicher Glaubenssatz ist, als dass sie Anspruch auf wissenschaftliche Wahrheit erheben will, ist diese: Intraspezifische Polyploide hat für die Entwicklung eine beträchtliche Rolle gespielt; intraspezifische Polyploide sind durchaus nicht selten, aber deren diploide Urformen sind in der Natur wegen ihres relativ kleinen Verbreitungsgebiets, oder weil sie von den (durch die Chromosomendiminution stabilisierten) polyploiden Typen derselben Art herauskonkurriert worden, oder weil sie beispielsweise infolge von Veränderungen der klimatischen Verhältnissen untergegangen sind, nicht beobachtet worden. Die Ansicht von der evolutionären Be-

deutung der intraspezifischen Polyploiden ist stark von MÜNTZING (1936) betont worden: »— — — the formation of autopolyploid chromosome races (etwa = intraspezifische Polyploide nach der in dieser Arbeit angewandten Terminologie) is an important factor in the evolution of species».

Wie sind die Polyploiden vom Artgesichtspunkt aus zu betrachten, sind sie neue Arten oder nicht? Von interspezifischen Polyploiden sind die Allopolyploiden absolut und die schwächsten Autopolyploiden praktisch als gute, ziemlich monotype Arten anzusehen, nicht dagegen die stärkeren Autopolyploiden (vgl. doch auch was oben über die Sterilitätsbarrieren gesagt worden ist). Es ist demnach klar, dass der Artbegriff ein ganz anderer ist, wenn es sich um Polyploide, als wenn es sich um Diploide handelt. Die intraspezifischen Polyploiden sind natürlich ebenso reine Arten wie die entsprechenden Diploiden. Ob sie als neue, von den letzteren verschiedene Arten zu betrachten sind, ist eine andere Frage und in der Hauptsache eine Geschmackssache. Hat die Erhöhung der Chromosomenzahl und ganz besonders das Zusammenwirken zwischen derselben, der aus ihr zu erschliessenden Chromosomendiminution und dem Milieu einen Typ geschaffen, der in seiner Morphologie augenfällig, wenn auch nur quantitativ von dem diploiden Typ abweicht und vielleicht ausserdem in der Weise seines Vorkommens sich deutlich von diesem unterscheidet, so kann es nicht unrichtig sein, auch hier von einer neuen Art zu sprechen. Der Artbegriff ist ja ohnedies sehr heterogen. *Galium 8-palustre* kann demnach sehr wohl, wie es auch mehrere Floristen getan haben, als eine von *palustre* verschiedene, neue Art betrachtet werden. Sowohl die Bildung interspezifischer wie auch die intraspezifischer Polyploiden ist also von grösster Bedeutung für die Artbildung.

Embryological, cytological and Pollination experimental Studies within the Family Rubiaceae and the Elucidation of some Polyploidy Problems.

By

FOLKE FAGERLIND.

SUMMARY.

PART I.

Embryological studies.

1. The development of the integument and nucellus is followed in detail in several *Rubiaceae*. It is established that several different types of development exist.

2. A definition is given of the conception »nucellus» in agreement with that of DAHLGREN and NETOLITSKY.

3. In the Angiosperms two different kinds of tenuinucellus are met with — the *Sympetalae-* and *Orchidae*-types. The former as a rule differs early from a crassinucellus, in that the integument is laid down high up near the top of the ovule. The *Orchidae*-type differs from the Sympetalae type and from the crassinucellus in that the undifferentiated ovule consists only of an epidermis and a single, or occasionally a few central, cell strings.

4. The tissues in the different nucellus types cannot be considered as fully homologous. Arguments are advanced for the view that the whole ovule, not only the nucellus, is homologous with a sporangium. *E.M.C.* are not always in the nucellus, they may lie more or less in the chalaza (this holds good, of course, only when there is a differentiated ovule).

5. Tenuinucellus of the normal *Sympetalae*-type is met with in several *Rubiaceae*, e.g. in *Phyllis, Cephalantus* and *Chiococca*. In other *Rubiaceae* the nucellus may be more or less »rudimentary», the number of cells may be reduced to 1. By further »reduction» the nucellus disappears entirely, an undifferentiated ovule being thereby formed. This happens with *Houstonia*.

6. The greater part of the ovule in *Rubiaceae* consists of integument tissue or tissue homologous therewith.

7. All the Rubiaceae investigated have one integument, with the exception, however, of *Houstonia* and frequently of *Rubia Olivieri*. In these, however, tissues homologous with integument tissue could always be shown. In *Rubia Olivieri* cells homologous with nucellus could always be observed. During the earlier phases of development the »nucellus cells» can be shown in *Houstonia*.

8. In many *Coffeoideae* and a few *Chinchonoideae*, besides the integument there is a further formation surrounding the upper part of the ovule more or less in the form of a mantle, an »strophiola». This attains its highest development before fertilization. It functions usually (always?) as an obturator. In some genera it may be reduced to a process or a faint swelling on the funiculus.

9. In *Rubiaceae* with »rudimentary» nucellus the greater part of or the whole archespore is in the chalaza. In those with normal nucellus it lies mainly (at a very advanced stage) in the nucellus, but a not inconsiderable part may extend into the chalaza.

10. Within *Rubiaceae* E.M.C.-cover cells are always absent.

11. In the majority studied *Rubiaceae* the archespore is at least potentially multicellular, particularly multicellular in the section *Galieae*. In numerous *Galieae* somatic cells in chalaza, integument or funiculus may sooner or later assume E.M.C. nature.

12. In *Galieae* meiosis takes place in the peripheral parts of the multicellular macro-archespore, generally more or less asyndetically. Unreduced macrospores (and E.S.) may be formed from them. The meiosis in the transformed somatic cells is usually strongly asyndetic.

13. With the exception of the *Crucianella* species and *Rubia Olivieri*, the *Rubiaceae* studied followed the Normal scheme.

14. In contradistinction to what has been stated by earlier authors, the walls between the separate E.M.C. remain intact, and in types which develop according to the Normal scheme always cell walls are formed between the spores in the tetrads.

15. In the *Rubiaceae*, following the Normal scheme with functioning multicellular archespore, any spore in any tetrad may germinate. An enormous number of spores germinate at the same time. A considerable number of types with functioning unicellular archespore show a tendency towards germination capacity in more than one spore, as a rule, however, only the lower develops further.

16. A detailed account is given of spore germination in *Eugalium*. The spores germinate by means of germination tubes which, as a rule, are formed laterally on the spores and penetrate into the soma round the archespore, after which they find their way to the micropyle. The pressure conditions are considered to be decisive for the growth of the tubes. The embryosacs may take abnormal paths and grow into the chalaza, integument or funicule, often breaking through the surface of the ovule. It is presumed

that mechanical obstacles are the cause of this phenomenon. The tubes of a number of spores are directed abnormally even from the beginning. In the majority of types a large number of organised E.S. are formed, of which seldom more than one is fertilised.

17. In *Galium aparine* and nearly related forms the germination tubes are almost exclusively formed terminally. The nucellus cells have degenerated so that the germination tubes pass out into the micropyle direct. Several young E.S. are formed, only one of which usually reaches the organisation stage.

18. In *Rubiaceae* with functioning unicellular archespore clearly defined germination tubes cannot be observed. Spore germination leads to a stretching of the whole spore-body.

19. LLOYD's description of the E.S. development in *Crucianella* is certainly incorrect. The *Crucianella* species (studied by me) are developed according to the *Peperomia* scheme. Thus there are here tetraspore 16-nuclear E.S. In one species E.S. never becomes more than 15-nuclear. Development also takes place (but perhaps with complications) according to the *Peperomia* scheme in *Rubia Olivieri,* and perhaps also in the *Diodia virginiana* studied by LLOYD.

20. In many *Coffeoideae* an enormous stretching of E.S. during its development is characteristic. It attains its maximum in *Galieae, Spermacoceae* and *Anthospermeae.* It can also be observed in *Cinchonoideae,* but in certain types — e.g. *Houstonia* — it is little pronounced.

21. In many *Coffeoideae* the antipodes are particularly characteristically developed, the upper ones at least then being very long. On the other hand, the majority of *Cinchonoideae* have slightly developed antipodes.

22. All the *Rubiaceae* examined have nuclear endosperm. In the section *Galieae* and by *Putoria* the development is according to HEGELMAIER's endogeny scheme. In the others examined it takes place according to the all-round peripheral type. The central lacuna is rapidly filled up with endosperm tissue. However, a new central lacuna is formed later (always?) by the central endosperm cells swelling up and degenerating. By the endosperm penetrating into folds formed on the surface of the ovule the endosperm can become ruminate. Such ruminate endosperms occur here and there within the family.

23. In *Phyllis* and *Psychotria* the suspensor is short and multiserial. Somewhat short uniserial suspensors are found in *Putoria* and *Oldenlandia.* The others examined (only a few) have a long uniserial suspensor. In *Richardsonia* and *Leptodermis* the basal cell (cells) of the suspensor often exhibit a slight tendency to form an extraendospermal haustorium. In many *Galieae* an intraendospermal haustorial apparatus is formed by the cells of the suspensor. In a number of *Galieae* this formation is particularly strong, in others rudimentary or entirely absent.

24. The impression is obtained that a number of »embryological» characters are of systematic value. These are all chiefly of a sporophyte nature.

PART II.

Cytological studies.

1. The number of chromosomes is given for about 250 different species or types of *Rubiaceae*.

2. The following basic numbers have been proved within the family: 9, 10, 11, 12, 14 and 17. The most predominant is 11.

3. Within the family 2-, 4-, 6-, 8- and 12-ploids are met with. In certain genera the polyploidy is particularly pronounced, in others it has certainly played a more insignificant rôle or no rôle at all in the evolution.

4. In the *Galieae* intraspecific polyploidy is usual, about 20 certain cases having been proved. *Coffea* and *Myrmecodia* are suspected of also containing intraspecific polyploids.

5. In the *Galieae* also interspecific polyploidy is probably met with. The hexaploid *Galium Schultesii* is considered to have originated through the duplication of the number of chromosomes of a bastard between the diploid *Galium silvaticum* and the tetraploid *Galium laevigatum*.

6. In the polyploids within the *Eugalium* found in nature, an obvious chromosome diminution has been proved. Thus, the diploids have larger chromosomes than the tetraploids, which have larger ones than the hexaploids. A newly formed *8-laevigatum* had not, however, less chromosomes than its tetraploid sisters and other tetraploid *Eugalium*. *Galium 8-palustre* show but slightly pronounced chromosome diminution compared with *2-palustre*. In the *Galium* species with small chromosomes (*aparine*, *parisiense* and proximals) it has not been possible to prove any diminution.

7. A crossing between *Galium Mollugo* types with different chromosome numbers and different sized chromosomes shows that, in the descendants, the chromosomes do not retain their individual size, but the differences in size are levelled out. The »matris material» is distributed proportionally over the chromosomes present.

8. Of the »normal» types of *Galieae* species the tetraploids, whether they are definitely intraspecific or not, have 0, 1, or, rarely, 2 tetravalents. 6-ploids have not noticeably increased multivalent frequency, hexavalents are here particularly rare. In species with small chromosomes, however, I have never found multivalents.

9. In all the »normal» types of the species the wall formation in the microspore tetrad follows the simultaneous scheme.

10. In »normal» types with multivalents these are divided evenly and symmetrically. The latter do not lead to any spore lethality.

11. Tetraploid *Galium Mollugo* (= *4M*) synthetised by the crossing of *2M* (= diploid *G. Mollugo*) with *6M* (= hexaploid *G. Mollugo*) does not differ in any way in its meiotic properties from the *4M* types met with in nature.

12. Pentaploid *Galium Mollugo,* synthetised by the crossing of *4M* with *6M,* has univalents (always considerably less than 11), gemini, trivalents, tetravalents and, perhaps, occasionally a pentavalent. The wall formation in the pollen tetrads is succedaneous. Laggards lead inter alia to restitution nuclear formation. The restitution nuclei are usually »amputated» by the wall formed during interkinesis.

13. The hybrids between *Galium 4V* (= tetraploid *verum*) and *4M,* and the products of their back crossing, have the same meiotic properties as the purely tetraploid *Galium* species, i.e. in the »normal» types there are nothing but gemini and occasional tetravalents.

14. The hybrids referred to in point 13, which are thus equivalent to a »species» arising from the duplication of the number of chromosomes in a bastard between the diploid species *Galium Mollugo* and *verum,* exhibit a clear segregation of »interspecifically» conditioned properties. The material is small at present, so the results are only of preliminary interest.

15. *Galium ruthenicum* should hardly be looked upon as a species distinct from *verum,* as the only difference in properties between them is conditioned monofactorially.

16. Among all the representatives of *Galieae* (both species and hybrids) examined more in detail, abnormal types are met with. These are in the first place such as have more or less pronounced pollen lethality. In *Galium verum* the abnormal types are more common than the »normal». Inter alia, the following abnormalities have been observed; asyndesis of several kinds, increased tetravalent frequency, staminodial stamens, undeveloped ovules, degenerated P.M.C., degenerating tetrads or pollen cells after normal meiosis, defective wall formation and nuclear fusion in the microarchespore, defective wall formation and disintegration of walls formed, accompanied by numerous nucleus confluences during prometaphase I, instead of normal interkinesis nuclei of another nature so-called »pseudodiakinesis» are met with, undeveloped P.M.C. are encircled with an abnormal »exine», etc.

17. The conditions for the abnormalities mentioned in 16 are on the whole veiled in obscurity. It is established that in certain cases there is a hereditary connection. Some of the abnormalities are certainly plasmatically conditioned. The possibilities of a virus having played a part in certain cases is discussed.

18. Owing to the effect of autumn cold, asyndesis has been induced in an otherwise normal *Galium 4-Mollugo.* The asyndesis is not conditioned by a lack

of zygotenous pairing but by a lack of chiasmata formation or by premature disintegration of chiasmata.

19. Several of the aberrations mentioned in 16 and 18 give rise to the appearance of laggards, restitution nuclear formation and the formation in a higher or lower degree of unreduced pollen. Univalents are divided in division I or are distributed by chance to the poles.

20. A safe criterion of whether a grain of pollen has an unreduced (or considerably increased) number of chromosomes is increased size and an increased number of exine ridges.

21. In several of the abnormal types, wall formation changes to succedaneus, this appear to be a direct result of the abnormal chromosome distribution mechanism (in a certain genetic constitution?). These walls »amputate» the restitution nuclei formed, and thus have the effect of reducing the frequency of unreduced pollen expected from the studies of division I.

22. The two lobes in the restitution nuclei which are strongly waisted in the middle may behave like two nuclei more or less independent of each other. The result will therefore be bi-, tri- or tetra-polar spools. The effect expected from the restitution nuclei formation is thereby neutralised. After abnormal divisions »beaks» on nuclei may also behave like independent nuclei if they contain many chromosomes. It is shown to be probable that many cases which have been described earlier as fusions of the two metaphase plates in II, or of the chromosome masses of the anaphase poles, are not conditioned in that way, but have been formed from earlier pinched restitution nuclei.

23. In *Galieae* the pollen sac is as a rule only opened when the pollen, whether it is reduced or unreduced, is fairly vital.

24. The morphology of the intraspecific *Galieae* types has been studied. Within the *Eu-Galium* the polyploids are not gigas forms, which is made clear inter alia by means of curves for the number of exine ridges, crown diameters and 100 seed weight. The newly formed *8-laevigatum,* which is a pronounced gigas type, forms an exception. *Galium 8-palustre* is a gigas. This appears also to be true of the polyploid types of the small chromosomatic *Galieae* species.

25. The geographical distribution of *Galium 2-* and *4-verum, 2-* and *4-Mollugo* is illustrated by means of maps. These show that of the two species the 2-ploid types have a considerably smaller and more southerly distribution area than the tetraploid types.

26. A number of ecological differences between the 2- and 4-types of one and the same *Galieae* species are shown.

PART III.

Experimental pollination studies.

1. In *Galium* self-sterility and intersterility are common; they are considered to be conditioned genetically.
2. In *Galium 2-Mollugo* the intrasterile — interfertile groups are probably numerous.
3. Among the tetraploid *Galieae* within the same F_1-generation combinations are met with which are more or less strongly compatible, incompatible, or only compatible in one direction.
4. The sterility mentioned in point 1 is due to a particularly poor pollen germination in incompatible combinations. The few grains of pollen which germinate are incapable of sending their tubes down between the papillae of the stigma.
5. It is shown that in *Galieae* a previously unknown kind of pseudofertility is met with. Self-sterility is suspended in the presence of pollen of a strange species. Species-own pollen of another degree of polyploidy has perhaps the same effect.
6. The phenomenon mentioned in 5 must be due to the species-foreign pollen changing the physiological nature of the pistil tissue, or directly stimulating the species-own pollen to activity.
7. The own pollen which is »activated» by the presence of the foreign pollen must exhibit considerably greater rapidity of growth than that foreign to the species.
8. Attempts, which unfortunately have been rather roughly carried out, show that the activity of the pollen tubes on the stigma and in the pistil tissue takes place entirely independently of the relation between the number of chromosomes of the components. Mixed pollination goes to prove perhaps that 2n-tubes grow more rapidly that 3n-tubes in 4n-tissue, when both kinds of pollen are present at the same time.
9. By means of numerous crossing experiments it is proved that sterility barriers are met with both between nearly related species with the same or different numbers of chromosomes, and between types belonging to the same species but of different degrees of polyploidy.
10. In the latter case mentioned in 9 the result is obtained in the form of germinative seed practically only if the larger chromosome number falls to the father plant.
11. An embryological examination shows that, when the number of chromosomes of the father plant is less than that of the mother plant, degeneration of the endosperm, embryo and ovule tissue takes place rapidly. In the reciprocal

case there is a great variation in the case of the development, in a few number of cases the development takes place, at least apparently, quite normally.

12. *Galium 4-Mollugo* can be crossed with *4-verum* only with difficulty. In spite of this, *2MV* can easily be crossed both with *2MV* and with *4M* and *4V*.
13. The incompatibility between species-different contrahents is not due to a failure to fertilize but to lethality of embryo, endosperm and ovule tissue.

PART IV.

The elucidation of some problems of polyploidy.

1. The terms auto- and allo-polyploidy are delimited in conformity with »the second point» at KIHARA and ONO. Thus, autopolyploids are those whose »basic forms» exhibit syndesis — even if it is slight — whether they are species or bastards. Allopolyploids are those whose basic forms are absolutely asyndetic. Thus, in the allopolyploid nucleus only allosyndesis may be present, in the autopolyploid both allo- and auto-syndesis are found. The autopolyploids may be absolute-, stronger- or weaker-autopolyploid. The allopolyploidy case constitutes the 0-point in a scale running from 100 % (= absolute autopolyploidy) to 0 %.
2. The terms intraspecific and interspecific polyploidy are employed. In the former case the »basic form» is a pure species, in the latter a bastard species.
3. The necessity for keeping the pairs of terms allo- and auto-syndesis, and interspecific and intraspecific strictly distinct is pointed out.
4. In an interspecific polyploid, the gemini formation can be both inter- and intra-specific. If the type is allopolyploid the former is entirely absent; is it an absolute autopolyploid, chance determines the relation between the frequency of intra- and inter-specific pairing. When the degree of autopolyploidy falls slowly, the interspecific gemini formation probably falls rapidly. An allopolyploid is therefore absolutely constant in contradistinction to an autopolyploid.
5. *Galium 2MV* exhibits segregation of »interspecifically» conditioned properties. Examples are cited from the literature of interspecific polyploids being able to show similar segregations. A theoretical investigation is made of the hereditary conditions which prevail by that segregation. They are illustrated by means of formulae and curves.
6. On the basis of these curves, a first calculation is made of the degree of the frequency of tetravalent formation, interspecific gemini formation and intraspecific gemini formation in *Galium 2MV*. They are determined preliminarily at 8, 15 and 77 % respectively.

7. The significance of crossing-overs for the appearance of recombined chromosomes and thus also recombined genomes by interspecific polyploids is discussed.

8. A summary is made of different ways of origin of polyploids. It is presumed that aberrations in spore formation in *Galieae* are the cause of the intraspecific polyploidy within that section. It is shown that within *Galieae* the intraspecific polyploidy has had at least as much significance for the evolution as the interspecific. This may also possibly be true of other families of plants. Under certain conditions at least, both interspecific and intraspecific polyploids may be looked upon as new good species.

9. It is shown that probably as a rule polyploids produced experimentally and found spontaneously in nature differ in various ways from their respective basic types. The former are gigas forms, the latter are not, the former have reduced, the latter raised osmotic values, the former are sensitive to cold, the latter are hardy, etc.

10. A short summary is made of known cases where polyploidy is accompanied by chromosome diminution. In contradistinction to those found in nature, the polyploids produced experimentally show no chromosome diminution. A number of exceptions are found, however, among the latter, for example culture races, perhaps species with small chromosomes, perhaps species which multiply asexually.

11. The changes a plant undergoes with chromosome duplication are considered to be dependent on the total mass of chromosome material (the matris material mass) not on the gene mass.

12. The chromosome diminution and the increase of the degree of polyploidy have therefore exactly opposite effects. Chromosome diminution is considered the cause of the differences between the polyploids produced experimentally and those found in nature. Chromosome diminution is thus a particularly important process. Chromosome diminution is also considered to be a contributory cause of low tetravalent formation frequency in tetraploids; it reduces the number of »pairing-blocks».

13. The mechanism of chromosome diminution is entirely unknown. The idea is earlier obtained that it is a gradually working process. A hypothesis is set up as to interplay between the degree of polyploidy, external milieu and chromosome diminution.

14. The cause of the incompatibility between types with different chromosome numbers but belonging to the same species is still veiled in obscurity. It may probably be sought in several different factors. This is true also of the incompatibility caused by embryo-, endosperm- and ovule tissue lethality, which is found between different species with the same or different numbers of chromosomes.

Literaturverzeichnis.

Afzelius, K.: Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svensk Bot. Tidskr. 10 (1916). — Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandte Gattungen. Acta Horti Bergiani 11 (1924). — **Alam, Z.:** Cytological studies of some indian oleiferous *Cruciferae* III. Ann. Bot. 50 (1936). — **Anderson, E. G.:** Maternal inheritance of chlorophyll in maize. Bot. Gaz. 76 (1923). — **Anderson, E. & Sax, K.:** A cytological monograph of the american species of *Tradescantia*. Bot. Gaz. 97 (1935). — **Andersson-Kottö, I. & Gairdner, A. E.:** Interspecific crosses in the genus *Dianthus*. Genetica 13 (1931). — **Arwidsson, Th.:** *Empetrum hermafroditum* och *E. nigrum* i Norden. Bot. Not. (1935). — **Babcock, E. B. & Navashin, M.:** The genus *Crepis*. Genetica 6 (1930). — **Baldwin, J. T. jr.:** Somatic chromosome numbers in the genus *Sedum*. Bot. Gaz. 21 (1935). — **Balls, W. L.:** Cotton investigations in 1909 and 1910. Cairo Sci. Jour. 5 (1911). — **Bambacioni-Mezzetti, V.:** Richerche morfologiche sulle *Lauraceae*. Lo sviluppo dell'ovulo e dei sacchi pollinici nel *Laurus nobilis*. Ann. Bot. 21 (1935). — **Barrigozzi, C.:** Diploidismo e tetraploidismo nell' *Artemia salina* di Margherita di Savoia. Bull. Soc. It. Biol. 9 (1934). — **Baur, E.:** Über Selbststerilität und über Kreuzungsversuche einer selbstfertilen und selbststerilen Art in der Gattung *Antirrhinum*. Z. I. A. V. 21 (1919). — Einführung in die Vererbungslehre. (Berlin 1930). — **Beadle, G. W.:** A gene for supernumerary mitoses during spore development in *Zea mays*. Science 70 (1929). — Genetical and cytological studies of mendelian asynapsis in *Zea mays*. Cornell Univ. Agr. Exp. St. Mem. 129 (1930). — A gene in maize for supernumerary cell divisions following meiosis. Ebenda 135 (1931). — A gene in *Zea mays* for failure of cytokinesis during meiosis. Cytologia 3 (1932 a). — Genes in maize for pollen sterility. Genetics 17 (1932 b). — Polymitotic maize and the precocity hypothesis at chromosome conjugation. Cytologia 5 (1933). — **Beadle, G. W. & McClintock, B.:** A genic disturbance of meiosis in *Zea mays*. Science 68 (1928). — **Beatus, R.:** Über die Selbststerilität von *Cardamine pratensis*. Ber. Deuts. Bot. Ges. 47 (1929). — Zur Kenntnis der Selbststerilität von *Cardamine pratensis*. Z. I. A. V. 59 (1931). — Die Selbststerilität von *Cardamine pratensis*. Jahrb. Wiss. Bot. 80 (1934). — Die *Veronica*-Gruppe *Agrestis* Sektion *Alsinebe*, ein Beitrag zum Problem der Artbildung. Z. I. A. V. 71 (1936). — **Becker, G.:** Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Z. I. A. V. 60 (1931). — **Belling, J.:** The behavior of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. Proc. Nat. Ac. Sc. 7 (1921). — **Belling, J. & Blakeslee, A. F.:** The Assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. Am. Natur. 56 (1922). — **von Berg, H.:** Autotetraploidie bei *Hordeum bulbosum*. Züchter 8 (1936). — **Berger, A. D., Cartledge, J. L. & Blakeslee, A. F.:** Chromosome behaviour due to a gene, wich prevents metaphase pairing in *Datura*. Cytologia 6 (1934). — **Bergman, B. T.:** Zytologische Studien über sexuelles und asexuelles *Hieracium umbellatum*. Hereditas 20 (1935 a). — Zur Kenntnis der Zytologie der Skandinavischen *Antennaria*-Arten. Ebenda 20 (1935 b). — Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Leontodon* und *Picris*. Sv. Bot. Tidskr. 29 (1935 c). — **Billings, F. H.:** A study of *Tillandsia usneoides*. Bot. Gaz. 38 (1904). — **Blackburn, K. B.:** Chromosome number in *Silene* and the neighbouring genera.

Z. I. A. V. Suppl. 1 (1928). — Polyploidy within the species. Fifth internat. Bot. Congr. Rep. of Proc. (1931). — On the relation between geographic races and polyploidy in *Silene ciliata*. Genetica 15 (1933). — **Blakeslee, A. F.:** An apparant case of non-mendelian inheritance in *Datura* due to a disease. Proc. Nat. Ac. Sc. 7 (1921 a). — A graft-infectious disease of *Datura* resembling vegetative mutation. Jour. Gen. 11 (1921 b). — Types of mutations and their possible significance in evolution. Am. Natur. 55 (1921 c). — **Blakeslee, A. F., Belling, J. & Farnham, A.:** Inheritance in tetraploid *Daturas*. Bot. Gaz. 76 (1923). — **Bleier, H.:** Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. Jahrb. Wiss. Bot. 64 (1925). — Bastardkaryologie. Genetica 11 (1934). — **Borgenstam, E.:** Zur Zytologie der Gattung *Syringa*. Ark. Bot. 17 (1922). — **Bornhagen, H.:** Die Regeneration (Aposporie) des Sporophyten von Anthoceros laevis. Biol. Zbl. 46 (1926). — **Buchholz, J. T. & Blakeslee, A. F.:** Pollen tube growth in crosses between balanced chromosomal types of *Datura stramonium*. Genetics 14 (1929). — **Braun, N.:** Über einige kritische Pflanzen der Flora von Niederösterreich II. *Galium Mollugo* und dessen Formen. Oesterr. Bot. Zeitschr. 42 (1892). — **Brieger, F.:** Mendelian factors producing selective fertilization. Amer. Nat. 60 (1926). — Selbststerilität und Kreuzungssterilität. (Berlin 1930). — **Brink, R. A.:** The physiology of pollen. Am. Jour. Bot. 11 (1924). — Mendelian ratios and the gametophyte generation in Angiosperms. Genetics 10 (1925). — **Bruun, H. G.:** Discussion on polyploidy. Fifth Internat. Bot. Congr. Rep. Proc. (1931). — Cytological studies in *Primula*. Symbolae Bot. Upsaliensis 1 (1932). — Genetical notes on *Linaria* I—II. Hereditas 22 (1937). — **Buxton, B. H. & Darlington, C. D.:** Behaviour of a new species *Digitalis Mertonensis*. Nature 17 (1931). — **Buxton, B. H. & Newton, W. C. F.:** Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. Jour. Gen. 19 (1928). — **Böcher, T. W.:** Cytological studies on *Campanula rotundifolia*. Hereditas 22 (1936). — **Cannon, W. A.:** A morphological study of the flower and embryo of *Avena*. Proc. Cal. Ac. Sc. 3 (1900). — **Campbell, D. H.:** Die Entwicklung des Embryosacks von *Peperomia pellucida*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 17 (1899). — The embryosac of *Peperomia*. Ann. Bot. 15 (1901). — **Chamberlain, Ch. J.:** Contribution to the life history of *Salix*. Bot. Gaz. 23 (1897). — **Chiti, C.:** Osservazioni sul dimorfismo stagionale in alcune entita del ciclo di *Galium palustre*. Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. 16 (1909). — **Clausen, J.:** Cytogenetic and taxonomic investigations on *Melanium* violets. Hereditas 15 (1931). — **Coffman, F. A. & Taylor, J. W.:** Widespread occurence and origin of fatuoids in Fulghum oats. Jour. Agr. Res. 52 (1936). — **Collins, J. L. & Longley, A. E.:** A tetraploid hybrid of maize and perennial teosinte. Jour. Agr. Res. 50 (1935). — **Correns, C.:** Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Zbl. 33 (1912). — Individuen und Individualstoffe. Naturwiss. 4 (1916). — Neue Untersuchungen an selbststerilen Pflanzen. I. *Tolmiea Menziesii*. Biol. Zbl. 48 (1928). — **Coulter, J. M. & Chamberlain, Ch. J.:** Morphology of Angiosperms. (New York 1912). — **Crane, M. B. & Darlington, C. D.:** Chromatid segregation in tetraploid *Rubus*. Nature 129 (1932). — **Crane, M. B. & Zilva, S. S.:** The antiscorbutic vitamin of apples. IV. Jour. Pomol. 9 (1931). — **Dahlgren, K. V. O.:** Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. K. Sv. Vet.-Ak. Handl. 56 (1916). — Über das Vorkommen von Stärke in den Embryosäcken der Angiospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 45 (1927 a). — Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. Jahrb. Wiss. Bot. 67 (1927 b). — Die Befruchtigungserscheinungen der Angiospermen. Hereditas 10 (1927 c). — **Dark, S. O. S.:** Chromosome association in triploid *Primula sinensis*. Jour. Genet. 25 (1931). — Meiosis in diploid and triploid *Hemerocallis*. The New Phytologist 31 (1932). — **Darlington, C. D.:** Meiosis in diploid and tetraploid *Primula sinensis*. Jour. Gunet. 24 (1931 a). — Cytological theory in relation to heredity. Nature 127 (1931 b). — Recent advances in cytology. (London 1932). — **Darlington, C. D. & Mather, K.:**

The origin and behaviour of chiasmata III. Triploid *Tulipa*. Cytologia 4 (1932). — **Delaunay, L.:** Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Z. Zellforsch. 4 (1926). — **Demerec, M.:** A second case of maternal inheritance of chlorophyll in maize. Bot. Gaz. 84 (1927). — Behaviour of two mutable genes of *Delphinium ajacis*. Jour. Genet. 24 (1931). — **Digby, L.:** The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. Ann. Bot. 26 (1912). — **Dixon, H. H.:** Abnormal nuclei in the endosperm of *Fritillaria imperialis*. Ann. Bot. 9 (1895). — **Dorsey, E.:** Induced polyploidy in wheat and rye, chromosome doubling in *Triticum*, *Secale* and *Triticum-Secale* hybrids produced by temperature changes. Jour. Hered. 27 (1936). — **von Drygalski, U.:** Über die Entstehung einer tetraploiden genetisch ungleichmässigen F_2 aus der Kreuzung *Saxifraga adscendens* × *tridactylites*. Z. I. A. V. 69 (1935). — **Ducamp, L.:** Developpement de l'embryon chez le Lierre. C. R. Ac. Paris 133 (1901 a). — Recherches sur la formation de l'ovule et du sac embryonnaire dans les Araliacees. C. R. Ac. Paris 133 (1901 b). — Recherches sur l'embryogenie des Araliacees. Ann. Sc. Nat. Bot. Ser. 8 15 (1902). — **East, E. M.:** Self-sterility. Bibl. Gen. 5 (1929). — Studies on self-sterility IX. The behaviour of crosses between self-sterile and self-fertile plants. Genetics 17 (1932). — Genetic reactions in *Nicotiana* I. Compatibility. Genetics 20 (1935). — **East, E. M. & Mangelsdorff, A. J.:** A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. Proc. Nat. Ac. Sc. 2 (1925). — **East, E. M. & Park, J. B.:** Studies on self-sterility. I. The behaviour of self-sterile plants. Genetics 2 (1917). — Studies on self-sterility. II. Pollen-tube growth. Genetics 3 (1918). — **East, E. M. & Yarnell, S. H.:** Studies on self-sterility. Genetics 14 (1929). — **Edman, G.:** Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Oxyria*, nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen über einige andere Polygonaceen. Acta Horti Bergiani 9 (1929). — Apomeiosis und Apomixis bei *Atraphaxis frutescens*. Acta Horti Bergiani 11 (1931). — **Eghis, S. A.:** Experiments on interspecific hybridisation in the genus *Nicotiana*. I. Hybridisation between the species *N. rustica* and *N. Tabacum*. Bull. Appl. Bot. 17 (1927). — **Ekman, E. L.:** *Galium Mollugo* och dess underarter i Sverige, Bot. Not. (1912). — **Ekstrand, H.:** Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago*. Sv. Bot. Tidskr. 12 (1918). — Ein Fall von erblicher Asyndese bei *Hordeum*. Sv. Bot. Tidskr. 26 (1932). — **Ernst, A. & Bernard, Ch.:** Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* und *Burmannia Championii*. Ann. Jard. Buitenzorg 2. ser. 10 (1912). — **von Faber, F. C.:** Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Ann. Jard. Bot. Buit. 2 ser. 10 (1912). — **Fagerlind, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Zytologie der Rubiaceen. Hereditas 19 (1934). — Die Chromosomenzahl von *Alectorolophus* und Saisondimorphismus. Hereditas 22 (1936 a). — Die Embryologie von *Putoria*. Sv. Bot. Tidskr. 30 (1936 b). — Embryologische Beobachtungen über die Gattung *Phyllis*. Bot. Not. (1936 c). — Zytologische Beobachtungen an einigen kultivierten *Bouvardia*-Formen nebst einigen Bemerkungen über die sog. sekundäre Assoziation. Planta 26 (1936 d). — **Fernandes, A.:** Nouvelles etudes caryologiques sur le genre *Narcissus*. Bol. Soc. Broteriana 11 (1934). — **Ferwerda, F. P.:** Befruchtigungsverhältnisse bei den in Niederländisch-Indien angebauten Kaffeearten. Züchter 8 (1936). — **Figdor, W.:** Über *Cotylanthera*. Ann. Jard. Buitenzorg 14 (1926). — **Filzer, P.:** Die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Z. I. A. V. 41 (1926). — **Fischer, A. & Schwanitz, F.:** Die Bedeutung der Polyploidie für die ökologische Anpassung und die Pflanzenzüchtung. Züchter 8 (1936). — **Frye, T. C.:** The embryo-sac of *Casuarina stricta*. Bot. Gaz. 36 (1903). — **Fukushima, E.:** Formation of diploid and tetraploid gametes in *Brassica*. Jap. Jour. Bot. 5 (1930—31). — **Gairdner, A. E.:** *Campanula persicifolia* and its tetraploid form, »Telham Beauty». Jour. Genet. 16 (1926). — **Gairdner, A. E. & Darlington, C. D.:** Ring-formation in diploid and polyploid *Campanula persicifolia*. Genetica 13 (1931). — **Gates, R. R.:** A contribution to a knowledge of the mutating Oenotheras.

Trans. Linn. Soc. London 2nd Ser. Bot. 8 (1913). — The mutation factor in evolution. (London 1915). — **Gelin, O. E. V.**: Embryologische und cytologische Studien in *Heliantheae-Coreopsidinae*. Acta Horti Bergiani 11 (1934). — **Geitler, L.**: Vergleichend zytologische Untersuchungen an *Myosotis*. Jahrb. Wiss. Bot. 83 (1936). — **Glišič, Lj.**: Development of the X-generation and embryo in *Ramondia*. (Belgrad 1924). — Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis*. Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrad 1 (1927). — **Goebel, K.**: Organographie der Pflanzen. (Jena 1923, 1929). — **Gotoh, K.**: Physiological researches on pollen, with special reference to the artificial germination of *Gramineae* pollen. Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ. 3 (1931). — **Gregory, R. P.**: Note on the histology of the giant and ordinary forms of *Primula sinensis*. Proc. Cambridge Phil. Soc. 15 (1909). — On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 87 (1914). — **Gross, F.**: Untersuchungen über die Polyploidie und die Variabilität bei *Artemia salina*. Die Naturwiss. 20 (1932). — **Guignard, L.**: Observations sur les Santalacees. Ann. Sc. Nat. Bot. ser. 7 20 (1885). — Sur la mode particulier de formation du pollen chez les *Magnolia*. C. R. Ac. Paris 127 (1898). — Sur le developpement et la structure de l'ovule chez les Apocynacees et les Asclepiadacees. C. R. Ac. Paris 165 (1917 a). — L'ovule chez les Apocynacees et les Asclepiadacees. Mem. Ac. Sc. Inst. France ser. 2. 57 (1917 b). — **Gustafsson, Å.**: Spontane Chromosomenzahlerhöhung in Pollenmutterzellen und die damit verbundene Geminibildung. Hereditas 17 (1932). — **Göthlin, G. F.**: Biologiska bestämningar av halten av antiskörbjuggsvitamin hos 12 av de viktigaste i Sverige odlade äppelsorterna. Kgl. Landtbruks-Akademiens Handl. o. Tidskr. 7 (1935). — **Haase-Bessell, G.**: Digitalisstudien I. Z. I. A. V. 16 (1916). — Digitalisstudien II. Z. I. A. V. 27 (1922). — **Hagerup, O.**: *Empetrum hermafroditum*, a new tetraploid, bisexual species. Dansk Bot. Ark. 5 (1927). — Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. Chromosomenzahlen aus Timbuktu. Hereditas 16 (1932). — Studies on polyploid ecotypes in *Vaccinium uliginosum*. Hereditas 18 (1933). — **Haldane, J. B. S.**: Theoretical genetics of autopolyploids. Jour. Genet. 22 (1930). — **Hanausek, T. F.**: Über symmetrische und polyembryonische Samen von *Coffea arabica*. B. D. B. G. 13 (1895). — **Hayek, A.**: Flora von Steiermarck II. — **Hegelmaier, F.**: Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. Bot. Ztg. 44 (1886). — **Hegi, G.**: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. (München). — **Heilborn, O.**: Chromosome numbers and dimensions, speciesformation and phylogeny in the genus *Carex*. Hereditas 9 (1924). — Lethal gene-combinations and pollen sterility in diploid apple varieties. Hereditas 16 (1931 a). — Studies on the taxonomy, geographical distribution and embryology of the genus *Siparuna*. Sv. Bot. Tidskr. 25 (1931 b). — Aneuploidy and polyploidy in *Carex*. Sv. Bot. Tidskr. 26 (1932). — Über Eutelie oder Zellkonstanz in pflanzlichen Geweben. Ebenda 27 (1933). — On the origin and perservation of polyploidy. Hereditas 19 (1934). — Reduction division, pollen lethality and polyploidy in apples. Acta Horti Bergiani 11 (1935). — **Heilbronn, A.**: Über experimentell erzeugte Tetraploidie bei Farnen. Z. I. A. V. Suppl. 2 (1928). — **Heinricher, E.**: Einige Beobachtungen über *Primula kewensis* und ihre Elterarten *P. floribunda* und *P. verticillata*. Z. I. A. V. 44 (1927). — **Heribert-Nilsson, N.**: Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas 1 (1920). — Synthetische Bastardierungsversuche in der Gattung *Salix*. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2 14 (1930). — **Heusser, K.**: Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum*. Beih. Bot. Zbl. 32 (1915). — **Hobusch, L.**: Untersuchungen über die Kreuzungsschwierigkeiten bei den Bastarden zwischen *Linum austriacum* und *Linum perenne* und deren Nachfolgegenerationen. Z. I. A. V. 67 (1934). — **Homeyer, H.**: Zur Zytologie der Rubiaceen. Planta 18 (1932). — Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und Systematik der Rubiaceen. Bot. Jahrb. 67 (1935). — **Humphrey, L. M.**: The meiotic divisions of haploid, diploid and tetraploid tomatoes with special

reference to the prophase. Cytologia 5 (1934). — **Huskins, C. L.**: On the genetics and cytology of fatuoid or false wild oats. Jour. Genet. 18 (1927). — On the cytology of speltoid wheats in relation to their origin and genetic behaviour. Ebenda 20 (1928 a). — Genetical and cytological studies of fatuoid oats and speltoid wheats. Z. I. A. V. Suppl. 2 (1928 b). — The origin of *Spartina Townsendii*. Genetica 12 (1931). — Anomalous segregation of a triploid tomato. Jour. Hered. 25 (1934). — **Huskins, C. L. & Hearne, E. M.**: Meiosis in asynaptic dwarf oats and wheat. Jour. Roy. Microscopical Soc. 53 (1933). — **Håkansson, A.**: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2 18 (1923). — **Ishikawa, M.**: Cytologische Studien von Dahlien. Bot. Mag. 25 (1911). — **Jansons, E.**: Über die Kreuz- und Selbstbefruchtung der Pflanzen. Ein blütenbiologischer Beitrag. Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 9—10 (1934—35). — **Jaretzky, R.**: Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. Jahrb. Wiss. Bot. 69 (1928). — **Jenkin, T. J.**: Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. Jour. Genet. 28 (1933). — **Johnson, D. S.**: The embryosac of *Peperomia pellucida*. Proc. Am. Assoc. Advanc. 49 (1900). — The structure and seed development of *Peperomia hispidula*. Am. Jour. Bot. 1 (1914). — **Johnson, T.**: The nursing of the embryo and some other points in *Myzodendron punctulatum*. Ann. Bot. 3 (1889). — **Johow, F.**: Die chloryphyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt. Jahrb. Wiss. Bot. 20 (1885). — Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. Wiss. Bot. 20 (1888). — **Johri, B. M. & Nand, S.**: The development of the male and female gametophytes in *Cuscuta reflexa*. Proc. Indian Ac. Sc. 4 (1934). — **Jones, D. F.**: Selective fertilization. Univ. Chicago Sc. Series (1928). — **Jones, E. T.**: Morphological and genetical studies of fatuoid and other aberrant grain-types in *Avena*. Journ. Genet. 23 (1930). — **Jørgensen, C. A.**: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Jour. Genet. 19 (1928). — **Jost, L.**: Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg. 65 (1907). — **Juel, H. O.**: Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrb. Wiss. Bot. 56 (1915). — **Kakizaki, Y.**: Studies on the genetics and physiology of self and cross incompatibility in the common cabbage. Jap. Jour. Bot. 5 (1930). — **Karasawa, K.**: On triploid *Thea*. Bot. Mag. Tok. 46 (1932). — Weitere Mitteilungen über triploiden Tee (1935). — **Karpechenko, G. D.**: The production of polyploid gametes in hybrids. Hereditas 9 (1927). — **Karsten, G.**: Über Mangrove-Vegetation im malayischen Archipelag. Bibl. Bot. 22 (1891). — **Katayama, Y.**: Crossing experiments in certain cereals with special reference to different compatibility between the reciprocal crosses. Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ. 27 (1933). — **Kattermann, G.**: Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes. Planta 18 (1933). — **Kearny, T. H.**: Self-fertilization and cross-fertilization in Pima cotton. U. S. Dep. Agr. Bull. 1134 (1923). — **Kearny, T. H. & Harrison, G. J.**: Selective fertilization in cotton. Jour. Agr. Res. 27 (1924). — Pollen antagonism in cotton. Jour. Agr. Res. 44 (1932). — **Kerner, A.**: Pflanzenleben (1887—91). — **Kihara, H.**: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. II. *Aegilotrichum* und *Aegilops cylindrica*. Cytologia 2 (1931). — Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. II. Jap. Jour. Bot. 6 (1932). — **Kihara, H. & Lilienfeld, F.**: Kerneinwanderung und Bildung syndiploider Pollenmutterzellen bei dem F_1-Bastard *Triticum aegilopoides* × *Aegilops squarrosa*. Jap. Jour. Gen. 10 (1934). — **Kihara, H. & Nishiyama, I.**: Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species. Jap. Jour. Bot. 6 (1932). — **Kihara, H. & Ono, T.**: Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. Z. Zellf. u. Mikr. Anat. 4 (1926). — **Klincksieck, P. & Valette, Th.**: Code des Coleurs. (Paris 1908). — **Knuth, P.**: Handbuch der Blütenbiologie. (Leipzig 1898). — **Koshuchow, Z. A.**: Über experimentelle Chromosomenzahlverdoppelung in den somatischen

Zellen mit abnormen Temperaturen. Angew. Bot. 10 (1928). — **Kostoff, D.:** Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica 12 (1930). — **Kostoff, D. & Axamitnaja, I.:** Studies on polyploid plants. VIII. Chemical analysis of hybrids and their amphidiploids. C. R. Ac. Sc. U. R. S. S. 1 (1935 a). — Studies on polyploid plants. IX. Chemical analysis of diploid and their autotetraploid plants. C. R. Ac. Sc. U. R. S. S. 2 (1935 b). — **Krug, C. A.:** Beitrag zur Cytologie des Genus *Coffea*. Züchter 6 (1934). — Hybridization of coffee. A preliminary study of flowering habits, and of methods of crossing. Jour. Hered. 29 (1936). — **Laibach, F.:** Das Taubwerden von Bastardsamen und die Künstliche Aufzucht frühabsterbender Bastardembryonen. Z. Bot. 17 (1925). — Kreuzungsschwierigkeiten bei Pflanzen und die Möglichkeiten ihrer Behebung. B. D. B. G 48 (1930). — Über Störungen in den physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Embryo bei Bastardierung. Z. I. A. V. 59 (1931). — **Langlet, O.:** Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkerne im Wurzelmeristem. Sv. Bot. Tidskr. 21 (1927). — Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae*. Sv. Bot. Tidskr. 26 (1932). — **Lawrence, W. J. C.:** Incompatibility in polyploids. Genetica 12 (1930). — The chromosome constitution of *Cardamine pratensis* and *Verbascum phoeniceum*. Genetica 13 (1931). — **Lehmann, E.:** Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Z. I. A. V. 21 (1919). — Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca* II. Z. I. A. V. 27 (1921). — **Lesley, M. M. & Lesley, J. W.:** The mode of origin and chromosome behaviour in pollen mother cells of a tetraploid seedling tomato. Jour. Gen. 22 (1930). — **Levan, A.:** Zytologische Studien an *Allium Schoenoprasum*. Hereditas 22 (1935). — **Levine, M.:** Somatic and reduction divisions in certain species of *Drosera*. Mem. N. York. Bot. Gard. 6 (1916). — **Levitsky, G. A. & Kusmina, N. E.:** Karyological investigations on the systematics and phylogenetics of the genus *Festuca*. Bull. Appl. Bot. Genetics Plant Breed. 17 (1927). — **Lilienfeld, F. A.:** Karyologische und genetische Studien an *Fragaria*. II. Ist *Fragaria elatior* eine autotetraploide Pflanze? Jap. Jour. Bot. 8 (1936). — **Lindman, C. A. M.:** Svensk fanerogamflora. (Stockholm 1918). — **Lindstrom, E. W.:** A fertile tetraploid tomato, cross-sterile with diploid species. Jour. Hered. 23 (1932). — Segregation of quantitative genes in tetraploid tomato hybrids as evidence for dominance relations of size characters. Genetics 20 (1935). — Genetics of polyploids. Bot. Rew. 2 (1936). — **Lindstrom, E. W. & Koos, K.:** Cyto-genetic investigations of a haploid tomato and its diploid and tetraploid progeny. Am. Jour. Bot. 18 (1931). — **Lindstrom, E. W. & Humphrey, L. M.:** Comparative cyto-genetic studies of tetraploid tomatoes from different origins. Genetics 18 (1933). — **Ljungdahl, H.:** Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. Sv. Bot. Tidskr. 18 (1924). — **Lloyd, F. E.:** The comparative embryology of the *Rubiaceae*. Mem. Torr. Bot. Club. 8 (1902). — The pollen tube in the *Cucurbitaceae* and *Rubiaceae*. Torreya 4 (1904). — The course of the pollen tube in *Houstonia*. Torreya 5 (1905). — **Lundström, A. N.:** Studier öfver slägtet *Salix*. (Uppsala 1875). — **Madge, M.:** Nuclear migrations in *Hedychium*. Proc. Linn. Soc. Part III. (1934). — **Magnus, W.:** Die atypische Embryosackentwicklung der Podostemaceen. Flora 105 (1913). — **Malinowski, E.:** Studies on instable characters in *Petunia*. I. The extreme flower types of the instable race with mosaic color patterns. Genetics 20 (1935). — **Malte, M. O.:** Embryologiska och cytologiska undersökningar över *Mercurialis annua*. (Lund 1910). — **Manton, I.:** The problem of *Biscutella laevigata*. Z. I. A. V. 67 (1934). — The cytological history of Watercress. Z. I. A. V. 69 (1935). — **Marchand, N.:** Recherche organographiques et organogeniques sur le *Coffea arabica*. (Paris 1864). — **Mathewson, C. A.:** The behaviour of the pollen tube in *Houstonia coerulea*. Bull. Torr. Bot. Club. 33 (1906). — **Matsuura, H.:** On karyo-ecotypes of *Fritillaria camschatcensis*. Jour. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. 14 (1936). — **Mauritzon, J.:** Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. (Lund 1933). — Ein Beitrag zur Embryologie der Phyto-

laccaceen und Cactaceen. Bot. Not. (1934 a). — Zur Embryologie einiger Lythraceen. Medd. Göteborgs Bot. Trädgård 9 (1934 b). — Zur Embryologie einiger Gruinales. Sv. Bot. Tidskr. 28 (1934 c). — Die Embryologie einiger Capparidaceen sowie von *Tovaria pendula*. Ark. Bot. 26 a (1934 d). — **McClintock, B.:** The association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis in *Zea mays*. Z. Zellf. u. Mikr. Anat. 19 (1933). — **McCullagh, D.:** Chromosome and chromosome morphology in *Plantaginaceae*. Genetica 16 (1934). — **Meurman, O.:** Chromosome morphology, somatic doubling and secondary association in *Acer platanoides*. Hereditas 18 (1933). — **Meyer, K.:** Untersuchungen über *Thismia clandestina*. Bull. Soc. Nat. Moscou. N. S. 23 (1909). — **Michaelis, P.:** Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. Planta 1 (1926). — Zur Kenntnis einiger *Digitalis*-Bastarde. Biol. Zbl. 51 (1931). — **Morse, W. C.:** Contribution to the life history of *Cornus florida*. Ohio Nat. 8 (1907). — **Muller, H. J.:** A new mode of segregation in Gregorys tetraploid *Primulas*. Am. Nat. 48. — **Müntzing, A.:** Chromosome number, nuclear volume and pollen grain size in *Galeopsis*. Hereditas 10 (1927—28). — Cases of partial sterility in crosses within a linnean species. Ebenda 12 (1929). — Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. Ebenda 13 (1930 a). — Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Ebenda 14 (1930 b). — Disturbed segregation ratios in *Galeopsis* caused by intra specific sterility. Ebenda 16 (1932 a). — Cyto-genetic investigations on synthetic *Galeopsis Tetrahit*. Ebenda 16 (1932 b). — Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Ebenda 18 (1933). — The evolutionary significance of autopolyploidy. Ebenda 21 (1936 a). — The chromosomes of a giant *Populus tremula*. Ebenda 21 (1936 b). — **Müntzing, A., Tometorp, G. & Mundt-Petersen, K.:** Tetraploid barley produced by heat treatment. Ebenda 22 (1937). — **Navashin, M. S.:** Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. Z. Zellf. u. Mikr. Anat. 4 (1926). — Studies on polyploidy. I. Cytological investigations on triploidy in *Crepis*. Univ. Cal. Publ. Agr. Sc. 2 (1929). — **Nemec, B.:** Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. Wiss. Bot. 39 (1904). — Über das Schicksal der syndiploiden Kerne und Zellen (1910). — Multipolare Teilungsfiguren und vegetative Chromosomenreduktion. Biol. Generalis 2 (1926). — Über den Einfluss des Nikotins auf sich teilende Zellen. Protoplasma 7 (1929). — **Netolitzky, F.:** Anatomie der Angiospermen-Samen. Handbuch der Pflanzenanatomie 14 (1926). — **Neuman, L. M. & Ahlfvengren, F.:** Sveriges flora. (Lund 1901). — **Newton, W. C. F.:** *Primula kewensis* and its derivatives. Jour. Gen. 20 (1929). — **Nilsson-Ehle, H.:** Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoid-Mutationen beim Hafer. Hereditas 2 (1921). — Über eine in der Natur gefundene Gigasform von *Populus tremula*. Ebenda 21 (1936). — **Nishiyama, I.:** The genetics and cytology of certain cereals. VI. Chromosome behaviour and its bearing on inheritance in triploid *Avena* hybrids. Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ. 32 (1934). — Experimentelle embryologische Studien an tetraploiden *Avena* Bastarden (Japanisch m. deutsch. Zfg., Referat in Jap. Jour. Bot. 8: 3 1936). Bull. Seric. Silk-Industry 8 (1935). — **Nitzschke, J.:** Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. Beitr. Biol. Pfl. Cohn 12 (1914). — **O'Connor, P.:** Inhibition of pollen growth by living tissue extracts. Roy. Dublin Soc. Proc. 18 (1927). — **Oehler, E.:** Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. Planta 3 (1927). — **Oehlkers, F.:** Die Erblichkeit der Sepalodie bei *Oenothera* und *Epilobium*. Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus III. Z. Bot. 28 (1935 a). — Vererbung. Fortschritte der Bot. 4 (1935 b). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I. Z. Bot. 29 (1935 c). — Untersuchung zur Physiologie der Meiosis III. Ebenda 30 (1936). — **Ono, T.:** Reducing division in triploid *Primula* (japanisch m. engl. Zfg.). Bot. Mag. Tokyo 41 (1927). — **Ostenfeld, C. H.:** Some experiments on the origin of new forms in the genus

Hieracium subgenus *Archieracium*. Jour. Gen. 11 (1921). — **Osterwalder, A.:** Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landwirtsch. Jahrb. 39 (1910). — **Pace, L.:** Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gaz. 44 (1907). — **Palm, B.:** Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositeen. Sv. Bot. Tidskr. 8 (1914). — Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. (Stockholm 1915). — **Pellew, C.:** The genetic behaviour of *Primula kewensis*. Z. I. A. V. 45 (1927). — **Pellew, C. & Durham, F. M.:** The genetic behaviour of the hybrid *Primula kewensis* and its allies. Jour. Gen. 5 (1916). — **Peters, K.:** Vergliechende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta*. (Zürich 1908). — **Peterson, D.:** Some chromosome numbers in the genus *Stellaria*. Bot. Not. (1935). — *Stellaria*-Studien. Ebenda (1936). — **Peto, F. H.:** The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. Jour. Gen. 28 (1933). — **Pfeiffer, A.:** Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Englers Bot. Jahrb. 13 (1911). — **Pierpaoli J.:** Ricerche anatomiche, istologiche ed embriologiche sulla *Putoria calabrica*. Ann. di Bot. 14 (1917). — **Poole, C. F.:** The interspecific hybrid, *Crepis rubra* × *foetida*, and some of its derivatives I. Univ. Cal. Publ. Agr. Sc. 6 (1931). — The interspecific hybrid, *Crepis rubra* × *foetida*, and some of its derivatives. II. Two selfed generations from an amphidiploid hybrid. Ebenda 6 (1932). — Constant species hybrids. Am. Nat. 67 (1933). — **Prell, H.:** Das Problem der Unbefruchtbarkeit. Naturwiss. Wschr. N. F. 20 (1921). — Anisogametie, Heterogametie und Aëtogametie als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. Arch. Entw. Mech. 49 (1921). — **Ramaer, H.:** Cytology of *Hevea* (S-Gravenhage 1935). — **Randolph, L. F.:** Some effects of high temperature on polyploidy and other variations in maize. Nat. Ac. Sc. Washington 18 (1932). — Cytogenetics of tetraploid maize. Jour. Agr. Res. 50 (1935). — **Reeves, R. G. & Mangelsdorff, P. C.:** Chromosome numbers in relatives of *Zea mays*. Am. Nat. 69 (1935). — **Rhoades, M. M.:** Cytoplasmatic inheritance of male sterility in *Zea mays*. Science 73 (1931). — The cytoplasmatic inheritance of male sterility in *Zea mays*. Jour. Gen. (1933). — **Richardson, M. M.:** *Setcreasia brevifolia*, a further example of polyploidy and structural hybridity in the *Tradescantiae*. Bot. Gaz. 97 (1935 a). — Meiosis in *Crepis*. II. Failure of pairing in *Crepis capillaris*. Jour. Gen. 31 (1935 b). — **Riley, H. P.:** Self-sterility in shepherd's purse. Genetics 17 (1932). — **Rohweder, H.:** Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus *Dianthus* unter Berücksichtigung der karyologischen Verhältnisse. Bot. Jahrb. 66 (1934). — Die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkgebiete Schleswig-Holsteins. Beih. Bot. Centralbl. 54 (1936). — **Roscoe, M. V.:** Meiotic irregularities in a gigas form of *Potentilla anserina*. Bot. Gaz. 84 (1927). — **Rosenberg, O.:** Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kgl. Svenska Vetenskapsak. Handl. 43 (1909). — Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. Bot. Tidskr. 11 (1917). — Zum Mechanismus der diploider Kernteilung in Pollenmutterzellen. Ark. Bot. 20 B (1926). — Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas 8 (1926—27). — **Rybin, V. A.:** On the number of chromosomes observed in the somatic and reduction division of the cultivated apple in connection with pollen sterility of some of its varieties. Bull. Appl. Bot. Plant Breed. 17 (1927). — Polyploid hybrids of *Nicotiana Tabacum* × *Nicotiana rustica*. Ebenda 17 (1927). — **Samuelsson, G.:** Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Sv. Bot. Tidskr. 7 (1913). — **Sandt, W.:** Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. Flora 114 (1921). — **Sansome, F. W.:** Chromatid segregation in *Solanum lycopersicum*. Jour. Gen. 27 (1933). — **Sansome, F. W. & Philp, J.:** Recent advances in plant genetics. (London 1932). — **Sansome, F. W. & Zilva, S. S.:** Polyploidy and vitamin C. Biochem. Jour. 27 (1933). — **Satina, S. & Blakeslee, A. F.:** Fertilization in the incompatible cross *Datura stramonium* × *D. Metel*. Bull. Torr. Bot.

Club. 62 (1935 a). — Cytological effects of a gene in *Datura* which causes dyad formation in sporogenesis. Bot. Gaz. 96 (1935 b). — **Sax, K.**: Chromosome Behaviour i a Genus cross. Genetics 9 (1924). — The experimental production of polyploidy. Jour. Arnold. Arb. 17 (1936 a). — Polyploidy and geographical distribution in *Spiraea*. Jour. Arnold. Arb. 17 (1936 b). — **Schleiden, M. J.**: Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Wiegmanns Archiv 3 (1837). — **Schlösser, C. A.**: Frosthärte und Polyploidie. Züchter 8 (1936 a). — Befruchtungsschwierigkeiten bei Autopolyploiden und ihre Überwindung. Ebenda 8 (1936 b). — **Schnarf, K.**: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica*. Ost. Bot. Ztg. 70 (1921). — Embryologie der Angiospermen. Handb. Pflanzenanat. 2 (1929). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen. (Berlin 1931). — **Schulle, H.**: Zur Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum*. Flora 127 (1933). — **Schumann, K.**: *Rubiaceae*. ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien (Leipzig 1891). — **Schürhoff, P. N.**: Die Zytologie der Blütenpflanzen. (Stuttgart 1926). — **Schwanitz, F.**: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. V. Protonemageneration aus Blättchen, Chloroplastengrösse, assimilatorische Relation. Z. I. A. V. 62 (1932). — **Scott, J.**: Notes on the sterility and hybridization of certain species of *Passiflora*, *Disemma* and *Tacsonia*. Linn. Soc. Jour. London 8 (1865). — **Senjaninova, M.**: Beitrag zur vergleichend-karyologischen Untersuchung des linneons *Valeriana officinalis*. Z. Zellforsch. Mikr. Anat. 5 (1927). — **Shimotomai, N.**: Über die abnorme Reduktionsteilung in P. M. Z., die einen riesigen Kern oder überzählige Zwergkerne enthalten (japanisch mit deutsch. Zfg.). Bot. Mag. Tokyo 45 (1931). — Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. Jour. Sc. Hiroshima Univ. Ser. B 2 (1933). — **Simonet, M.**: Sur la regularite de la chromatique et la parfaite constitution pollinique d'un hybride entre especes a nombres inegaux et aneuploides de chromosomes (*Iris autosyndetica*). C. R. Seanc. Ac. Sc. 198 (1934 a). — Nouvelles recherches cytologiques chez les *Iris*. Ann. Sc. Nat. Bot. Ser. 10 (1934 b). — Conjugaison autosyndetique des chromosomes a la meiose quelques hybrides interspecifiques d'*Iris*. Bull. Biol. France. et Belg. 69 (1935). — Contributions a l'etude cytologique et genetique de quelques *Agropyrum*. C. R. Ac. Sc. Paris 201 (1935). — **Simura, T.**: Zytologische Studien der Theepflanze. (Japanisch mit Zfg. in Esperanto. Referate in Jap. Jour. Bot. 8: 3). Proc. Crop. Sc. Soc. Japan 7 (1935). — **Sinoto, Y.**: Notes on the histology of a giant and an ordinary form of *Plantago*. Bot. Mag. Tokyo 39 (1925). — **Sirks, M. J.**: Further data on the self- and cross-incompatibility of *Verbascum phoenicium*. Genetica 8 (1926). — The genotypical problems of self- and cross-incompatibility. Mem. Hort. Soc. N. York 3 (1927). — **Skalinska, M.**: Le mechanisme cytologique de la disjonction d'un echantillon allotetraploide d'*Aquilegia*. C. R. Seanc. Soc. Biol. Varsovie 109 (1932). — Etudes sur la cytologie et la fertilite d'un hybride triploide d'*Aquilegia*. Ebenda 113 (1933 a). — Analyse genetique de la descendance d'un hybride tetraploide d'*Aquilegia*. Ebenda 114 (1933 b). — Les *Aquilegia* allotetraploides representant-ils une nouvelle espece? Ebenda 115 (1935 c). — Cytogenetic investigations of an allotetraploid *Aquilegia*. Bull. Ac. Pol. Sci. Lettr. (1935). — **Skottsberg, C.**: Morphologische und embryologische Studien über die *Myzodendraceae*. Kgl. Svenska Vetenskapsak. Handl. 51 (1913). — **Smith, K. W.**: A contribution to the life-history of the *Pontederiaceae*. Bot. Gaz. 25 (1898). — **Solereder, H.**: Studien über die Tribus Gaertnereen. B. D. B. G. 8 (1890). — **Soueges, R.**: Embryogenie des Rubiacees. Developpement de l'embryon chez le *Sherardia arvensis*. C. R. Ac. Paris 178 (1924). — Developpement de l'embryon chez le *Sherardia arvensis*. Bull. Soc. Bot. France 72 (1925). — **Stenar, H.**: Embryologische Studien. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllidaceen. (Uppsala 1925). — **Stevens, N. E.**: Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz. 53 (1912). — **Stockwell, P.**: Chromosome numbers of some *Cactaceae*. Bot. Gaz. 96 (1935). — **Stolt, K. A. H.**:

Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Handl. 61 (1921). — **Stolze, K. V.:** Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichsten Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl und Chromosomengrösse im Pflanzenreich. Genetica 8 (1925). — **Stomps, T. J.:** Gigas-mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. Z. I. A. V. 21 (1919). — Sur *Oenothera biennis* mut. gigas. La Cellule 36 (1925). — **Stone, L. H. A. & Mather, K.:** The origin and behavior of chiasmata, IV. Diploid and triploid *Hyacinthus*. Cytologia 4 (1932). — **Stapf, O.:** On the fruit on *Melocanna bambusoides*. An endospermless viviparous Genus of *Bambuseae*. Trans. Linn. Soc. 2. ser. 6 (1904). — **Stout, A. B.:** Pollen tube behavior in *Brassica pekinensis* with reference to self incompatibility in fertilization. Am. Jour. Bot. 18 (1931). — **Strasburger, E.:** Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. Wiss. Bot. 44 (1907). — **Straub, J.:** Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis II. Z. Bot. 30 (1936). — **Svedelius, N.:** Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen. Bih. Svenska Vetensk. Ak. Handl. 28 (1902). — **Sveshnikova, I. N.:** Karyological studies in *Vicia*. Bull. Appl. Bot. Gen. Plant Breed. 17 (1927). — Die Genese des Kerns im Genus *Vicia*. Z. I. A. V. (1928). — *Vicia sativa* und *Vicia cracca*. Ann. Timiriasev Agr. Ac. 4 (1929). — **Sömme, A. S.:** Genetics and cytology of the tetraploid form of *Primula sinensis*. Jour. Gen. 23 (1930). — **Thompson, W. P.:** Shrivelled endosperm in species crosses in wheat, its cytological causes and genetical effects. Genetics 15 (1930 a). — Causes of difference in succes of reciprocal interspecific crosses. Am. Nat. 64 (1930 b). — **Thompson, W. P. & Armstrong, J. M.:** Studies on the failure of hybrid germ cells of species crosses in wheat. Canad. Jour. Res. 6 (1932). — **Tischler, G.:** Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. Naturh. Med. Ver. Heidelberg. N. F. 6 (1900). — Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *Pseudodonax*. B. D. B. G. 36 (1918). — Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. Pflanzenanat. 1 (1921—22). — Revisionen früherer Chromosomenzählungen und anschliessende Untersuchungen. Planta 8 (1929). — Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. Bot. Jahrb. 67 (1935). — **Tjebbes, K.:** Species crosses in the genus *Linaria*. Det 18. skand. Naturforskermöde (Copenhagen 1929). — Orientierende Untersuchungen über Fertilität bei Petunia. Bot. Not. (1931). — **Treub, M.:** Sur les Casuarinees et leur place dans le systeme naturel. Ann. Jard. Buitenzorg 10 (1891). — **Tschermak, E. & Bleier H.:** Über fruchtbare *Aegilops*-Weizen-Bastarde. B. D. B. G. 48 (1926). — **Turesson, G.:** Studien über *Festuca ovina*. II. Chromosomenzahl und viviparie. Hereditas 13 (1930). — **Täckholm, G.:** Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Sv. Bot. Tidskr. 9 (1915). — Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani 7 (1922). — **Upcott, M.:** The cytology of triploid and tetraploid *Lycopersicum esculentum*. Jour. Gen. 31 (1935). — **Upcott, M. & La Cour, L.:** The genetic structure of *Tulipa*. I. A chromosome survey. Jour. Gen. 33 (1936). — **Valeton, T.:** Critisch overzicht der *Olacineae*. (Groningen 1886). — **Vermoesen, C.:** Contribution a l'etude de l'ovule, de sac embryonarie et de la fecondation dans les Angiospermes. La Cellule 27 (1911). — **Vesque, J.:** Developpement du sac embryonnaire des phanerogames angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 6. 6 (1878). — Nouvelles recherches sur le developpement des phanerogames angiospermes. Ebenda 8 (1879 a). — Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen. Bot. Ztg. 27 (1879 b). — **Voigt, A.:** Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminiertem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristicaceen und Anonaceen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 7 (1888). — **de Vries, H.:** Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. (Berlin 1906). — **Wakakuwa, S.:** Bestäubungs- und Keimungsversuche in reziproken Triticum-Kreuzungen. Jap. Jour. Gen. 6 (1930). — Embryological studies on the different seed development in reciprocal crosses in wheat. Jap. Jour. Bot. 7

(1934—35). — **Warming, E.:** De l'ovule. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 6. 5 (1878). — **Watkins, A. E.:** Genetic and cytological studies in wheat II. Jour. Gen. 15 (1925). — Genetic and cytological studies in wheat III. Genetics 18 (1927 a). — Genetic and cytological studies in wheat IV. Ebenda 19 (1927 b). — Hybrid sterility and incompatibility. Ebenda 25 (1932). — **Watkins, A. E. & Cory, F. M.:** Genetic and cytological studies in wheat V. Jour. Gen. 25 (1931). — **Wergin, W.:** Cyto-genetische Untersuchungen an *Petunia hybrida*. Genetische Untersuchungen über den Erbgang der Parasterilität und Cytologie der polyploiden Formen. Z. I. A. V 71 (1936). — **Werkmeister, P.:** Über künstliche Aufzucht von Embryonen aus *Iris*-Bastarden. Die Gartenbauwiss. 8 (1934). — Über Herstellung und künstliche Aufzucht von Bastarden der Gattung *Iris*. Ebenda 10 (1936). — **von Wettstein, F.:** Kreuzungsversuche mit multiploider Moosrassen II. Biol. Zbl. 44 (1924). — Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. Ergebnisse der Biol. 2 (1927). — Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage II. Genetica 10 (1928). — **von Wettstein, R.:** Untersuchungen über die Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich. Denksch. Math. Nat. Kl. Kais. Ak. Wiss. Wien 70 (1900). — Handbuch der systematischen Botanik. (Leipzig u. Wien 1924). — **White, M. J. D.:** The influence of higher temperature of chiasma frequency. Jour. Gen. 29 (1934). — **Wiger, J.:** Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae* and *Burseraceae*. (Lund 1935). — **Winge, Ø.:** The chromosomes. Their numbers and general importance. C. R. Trav. Carlsb. 13 (1917). — Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. Hereditas 5 (1924). — Das Problem der JORDAN-ROSEN'schen *Erophila*-Kleinarten. Beiträge Biol. Pflanzen 14 (1926). — On the origin of constant species-hybrides. Sv. Bot. Tidskr. 26 (1932). — A case of amphidiploidy within the collektive species *Erophila verna*. Hereditas 18 (1933). — **Winkler, H.:** Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. 8 (1916). — **de Winton, D. & Haldane, J. B. S.:** Linkage in the tetraploid *Primula sinensis*. Jour. Gen. 24 (1931). — **Wulff, H. D.:** Die Polysomatie der Chenopodiaceen. Planta 26 (1936). — **Yamaha, G.:** Über die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung, zugleich weitere Belege zur Kenntnis der Zytokinese im Pflanzenreich. Jap. Jour. Bot. 3 (1926). — **Yamamoto, Y.:** Reifeteilungen bei einer asynaptischen Pflanze von *Rumex acetosa*. Bot. and Zool. 2 (1934). — Über das Vorkommen von triploiden Pflanzen bei Mehrlingskeimlingen von *Triticum vulgare*. Cytologia 7 (1936 a). — Ein haplo-diploides Zwillingpaare bei *Triticum vulgare*. Bot. Mag. Tokyo 50 (1936 b). — **Yamasaki, Y.:** Cytologische Untersuchungen bei haploider Weizen. Jap. Jour. Gen. 11 (1935). — **Yarnell, S. H.:** Genetic and cytological studies on *Fragaria*. Genetics 16 (1931 a). — A study of certain polyploid and aneuploid forms in *Fragaria*. Ebenda 16 (1931 b). — **Yasuda, S.:** Studies pertaining to the self-incompatibility in some plants of *Solanaceae* III. Physiological aspect of self-incompatibility in *Petunia violacea*. Ann. Rep. Work. 9 (1933). — The second report on the behavior of the pollen tubes in the production of seedless fruits caused by interspecific pollination. Jap. Jour. Gen. 9 (1934 a). — Physiological research on self-incompatibility in *Petunia violacea*. Bull. Imp. Coll. Agr. Forestry 20 (1934 b). — **Zamelis, A. & Melderis, A.:** Pseudogamie bei der selbststerilen *Veronica pinnata* infolge der Bestäubung mit dem Pollen von *Veronica longifolia*. Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 2/3 (1931). h.376.

Gedruckt den 4. Mai 1937.